Le cycle biologique d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) (Crustacea, Copepoda, Cyclopidae) de Tunisie

Souâd TURKI
Institut national des Sciences et Technologies de la Mer,
28 rue du 2 mars 1934, 2025 Salammbô (Tunisie)
souad.turki@instm.rnrt.tn

Danielle DEFAYE
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes),
Département Systématique et Évolution,
Muséum national d'Histoire naturelle,
61 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
ddefaye@mnhn.fr

Mohamed REZIG
Faculté des Sciences de Tunis,
Laboratoire de Biologie animale,
Campus universitaire, 1060 Tunis (Tunisie)

Amor EL ABED
Institut national des Sciences et Technologies de la Mer,
28 rue du 2 mars 1934, 2025 Salammbô (Tunisie)

Turki S., Defaye D., Rezig M. & El Abed A. 2002. — Le cycle biologique d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) (Crustacea, Copepoda, Cyclopidae) de Tunisie. *Zoosystema* 24 (4) : 735-770.

MOTS CLÉS
Crustacea,
Copepoda,
Cyclopidae,
Acanthocyclops robustus,
Tunisie,
cycle biologique.

RÉSUMÉ
Le cycle biologique d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) provenant de la retenue du barrage Bir M'cherga (Tunisie) a été étudié à partir des élevages de femelles ovigères. Six stades naupliens, cinq stades copépoditiques et les différents changements ontogéniques au cours du développement sont étudiés. La redescription des stades adultes mâles et femelles nous a permis de confirmer certains caractères spécifiques à l'espèce : morphologie de la quatrième paire de pattes, forme du réceptacle séminal, présence de spinules au niveau des soies furcales latérale et externe, bord postérieur festonné des urosomites, la sixième paire de pattes thoraciques chez le mâle caractérisée par une longue épine. L'étude du développement de l'antennule a démontré l'importance d'autres caractères spécifiques en particulier la sétation du premier segment au niveau des deuxième et troisième stades copépodites.

ABSTRACT
Life cycle of Acanthocyclops robustus *(G. O. Sars, 1863) (Crustacea, Copepoda, Cyclopidae) from Tunisia.*
The life cycle of *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) is studied, based on material cultured from ovigerous females collected in the reservoir Bir M'cherga (Tunisia). Six nauplius, five copepodid stages and the ontogenetic changes occurring during the development are studied. The redescription of the adult male and female stages allows us to confirm some specific characters: morphology of the fourth natatory leg, shape of the seminal receptacle, presence of spinules at the insertion of the lateral and the external furcal setae, ornamentation of the distal margin of the urosomites, shape of the male sixth leg characterized by a long spine. The study of the antennulary development reveals the importance of other diagnostic characters, particularly the setation pattern of the first segment at the second and third copepoditic stages.

KEY WORDS
Crustacea,
Copepoda,
Cyclopidae,
Acanthocyclops robustus,
Tunisia,
life cycle.

INTRODUCTION

Acanthocyclops robustus (G. O. Sars, 1863) est un crustacé copépode de la famille des Cyclopidae G. O. Sars, 1913 ayant une large répartition géographique (Dussart & Defaye 1985). Cette espèce a été rapportée sous plusieurs noms en particulier *A. brevispinosus* Herrick, 1884 et *Cyclops americanus* March, 1892 et a souvent été confondue avec *A. vernalis* (Fischer, 1853) (Einsle 1996). *Acanthocyclops robustus* a été citée par Dumont *et al.* (1979) et Turki & El Abed (1999) dans les eaux continentales tunisiennes. Cette espèce est présente en Tunisie dans les différentes zones climatiques définies par ces derniers auteurs et est abondante dans plusieurs types de milieux tels que les retenues de barrage, les eaux permanentes et les eaux temporaires.

La morphologie générale des stades de développement des cyclopides a été l'objet d'un nombre réduit de travaux si l'on considère toutes les espèces décrites jusqu'à présent (Manfredi 1923 ; Amelina 1927 ; Dussart 1969 ; Kiefer 1973 ; Cicchino 1974 ; etc.). Les études les plus récentes ont été effectuées par Dahms & Fernando (1995) sur *Mesocyclops edax* (S. A. Forbes, 1891), sur *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) par Lescher-Moutoué (1974), sur *Paracyclops chiltoni* (Thomson, 1882) par Karaytug & Boxshall (1996).

Dans le cadre d'une étude bio-écologique du zooplancton dans la retenue du barrage Bir M'cherga (Tunisie), nous décrivons les stades de développement de *A. robustus*, unique espèce cyclopide présente dans ce plan d'eau. Les stades de développement de l'espèce sont décrits à partir du nauplius jusqu'à l'adulte de façon à fournir les éléments nécessaires pour une approche morphologique et écologique de cette espèce.

Abréviations et terminologie (suivant Dussart & Defaye 2001)

A1	antennule ;
A2	antenne ;
ae	aesthète ;
C1 à C5	copépodites 1 à 5 ;
Enp	endopodite (Enp3 P4 : troisième segment de l'endopodite de P4) ;
Exp	exopodite ;
Fu	furca ;
La	labre ;
Md	mandibule ;
Me	soie médiane externe ;
Mx	maxille ;
Mxl	maxillule ;
Mxp	maxillipède ;
N1 à N6	nauplies 1 à 6 ;
P1 à P6	pattes thoraciques 1 à 6 ;
RS	réceptacle séminal ;
Sd	soie dorsale ;
sp	épine ;
Te	soie terminale externe ;

Th5 cinquième segment thoracique ;
Ti soie terminale interne ;
Tme soie terminale médiane externe ;
Tmi soie terminale médiane interne.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les descriptions des nauplies et des copépodites ont été effectuées sur des individus obtenus grâce à des élevages réalisés au laboratoire, à 22 °C. Des femelles ovigères d'*A. robustus* ont été prélevées au mois de juin 1998, dans la retenue du barrage Bir M'cherga située dans le bassin versant de l'oued Miliane (Tunisie, Zaghouan). Les élevages ont été réalisés dans des boîtes de Pétri renfermant chacune une femelle ovigère. L'addition de quelques gouttes d'eau du milieu, filtrée sur un tamis de 20 µm, est effectuée chaque jour. Nous avons pu conserver les animaux vivants à 22 °C pendant un mois. Les nauplies ont été observées après éclaircissement à l'acide lactique. La description de la morphologie générale ainsi que des différents appendices, antennules, antennes, mandibules, maxillules, maxilles et maxillipèdes, a été réalisée à l'aide d'un microscope Olympus en contraste de phase au grossissement × 100. Les observations des stades copépodites et des adultes, puis après dissection, des appendices, ont été effectuées aux grossissements × 40 et × 100 (contraste de phase) et les dessins réalisés à l'aide d'une chambre claire BH2DA.
La longueur des nauplies a été mesurée du bord antérieur au bord postérieur. La longueur du corps des stades copépodites et adultes a été mesurée de la limite antérieure du céphalosome jusqu'à l'extrémité (soies furcales non comprises). Les mesures portent sur une trentaine d'individus.

RÉSULTATS

DESCRIPTION DES STADES NAUPLIENS (FIGS 1-4)

La forme du corps des nauplies est illustrée Fig. 1. De forme ovale aux premiers stades, elles acquièrent une forme de plus en plus allongée au fur et à mesure de leur développement.

Nauplie 1
Longueur du corps 109 ± 33,32 µm (longueur moyenne ± déviation standard, n = 30).
Face ventrale du corps portant deux rangées d'épines latérales et symétriques insérées dans la partie antérieure. Une longue soie insérée sur un bourrelet, de part et d'autre de la partie postérieure du corps postérieur, préfigurant la furca. Labre portant une rangée d'épines insérée au long du bord postérieur. Antennule uniramée, composée de cinq segments (Fig. 2A) ; deux premiers segments proximaux glabres ; troisième segment portant une soie antérieure médiane ; quatrième segment portant deux soies : une soie courte à la surface antérieure et une longue soie sétiforme insérée à l'angle distal ; cinquième segment portant deux soies terminales nues et deux petites soies insérées à l'angle postéro-distal ; formule des soies : 0, 0, 1, 2, 2.
Antenne composée d'un coxopodite, d'un basipodite, d'un endopodite et d'un exopodite. Coxopodite portant une large épine au bord extérieur ; basipodite glabre ; endopodite à un segment pourvu d'une soie interne médiane et de deux longues soies terminales avec une rangée d'épines insérées au bord distal. Exopodite à cinq segments pourvus d'une soie insérée à chaque extrémité des segments 1 à 4 et deux soies terminales au segment 5 (Fig. 3A).
Mandibule sur le même modèle que l'antenne (coxopodite, basipodite, endopodite et exopodite) ; coxopodite portant une petite soie (Fig. 4A) ; basipodite pourvu de trois soies insérées à mi-longueur du bord interne ; endopodite à deux segments dont le premier en forme de feuille portant deux longues soies, le deuxième terminé par deux soies ; exopodite à quatre segments, avec une soie insérée à chaque extrémité du bord interne des segments 1 à 3, dernier segment pourvu de deux soies terminales.

Nauplie 2
Longueur 130,65 ± 6 µm. Antennule comme dans N1 mais avec trois soies terminales au dernier segment ; une rangée d'épines insérée au

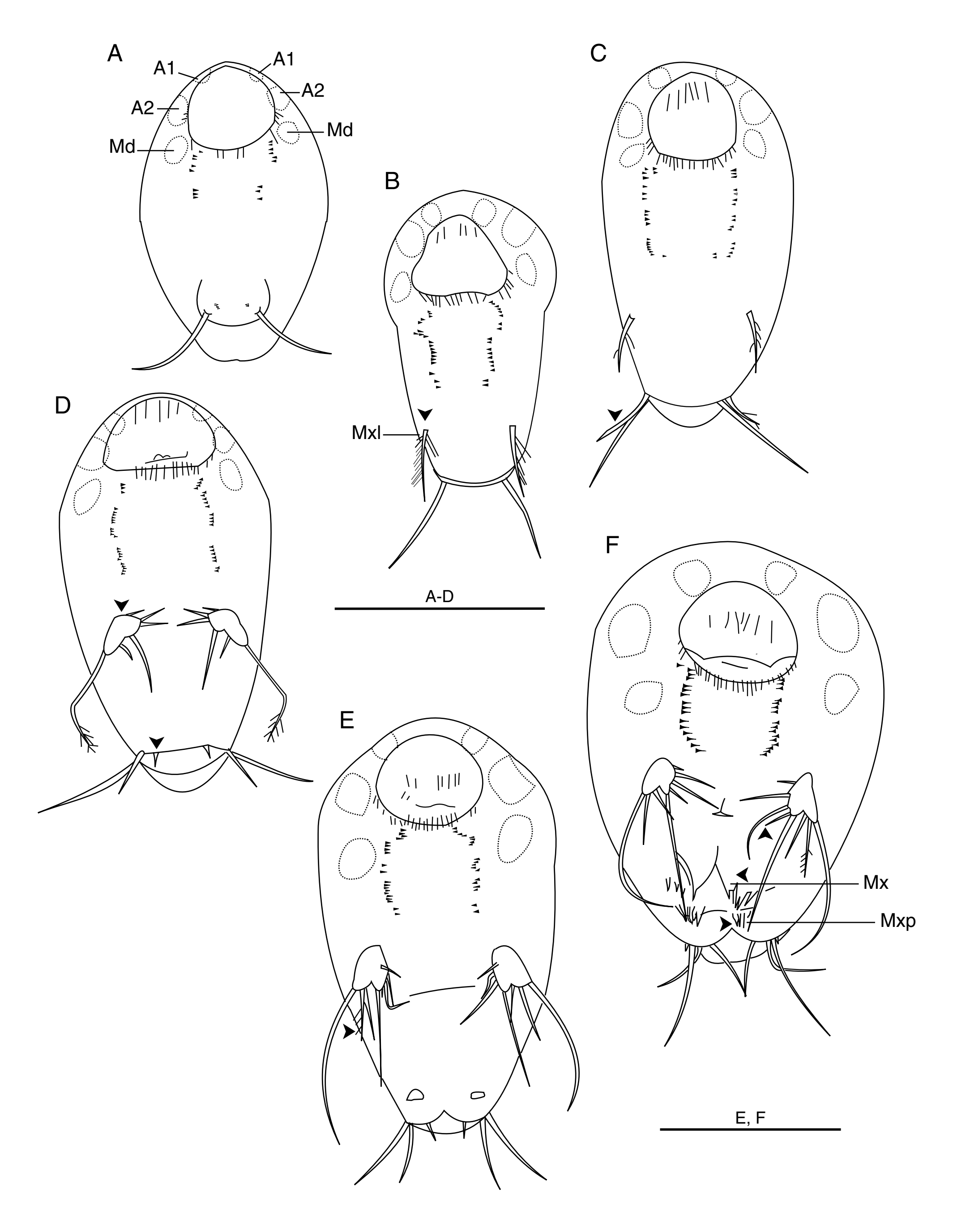


FIG. 1. — Morphologie générale des nauplies d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), face ventrale ; **A**, nauplie 1 ; **B**, nauplie 2 ; **C**, nauplie 3 ; **D**, nauplie 4 ; **E**, nauplie 5 ; **F**, nauplie 6. Abréviations : **A1**, antennule ; **A2**, antenne ; **Md**, mandibule ; **Mx**, maxille ; **Mxl**, maxillule ; **Mxp**, maxillipède. Les flèches correspondent à l'apparition des structures nouvelles à chaque stade. Échelles : 100 µm.

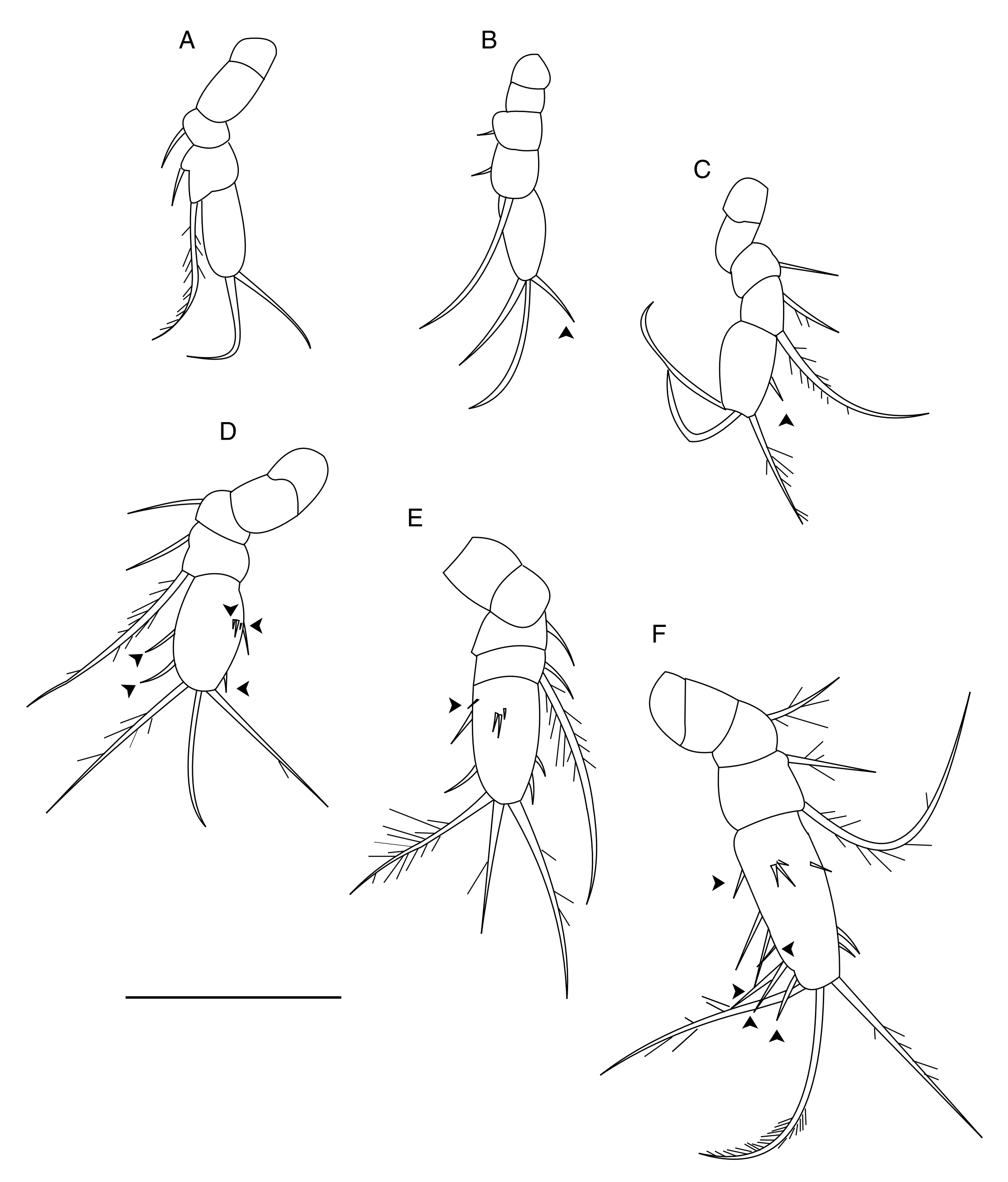


FIG. 2. — Antennules (**A1**) des nauplies d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, nauplie 1 ; **B**, nauplie 2 ; **C**, nauplie 3 ; **D**, nauplie 4 ; **E**, nauplie 5 ; **F**, nauplie 6. Les flèches indiquent l'apparition de nouvelles soies à chaque stade. Échelle : 50 µm.

tiers du segment distal. Formule des soies : 0, 0, 1, 2, 3. Antenne portant une soie au coxopodite et une soie insérée à la surface antérieure du basipodite ; endopodite portant trois soies terminales et une autre soie médiane (Fig. 3B).

Mandibule avec exopodite ayant une soie supplémentaire au premier segment ; endopodite avec quatre soies au premier segment (deux soies supplémentaires) et quatre au deuxième (Fig. 4B). Maxillule représentée par une soie (Fig. 1B).

Nauplie 3
Longueur 141,27 ± 8,17 µm. Partie postérieure du corps portant deux soies furcales de chaque côté (Fig. 1C).
Antennule à dernier segment pourvu de trois soies terminales plus une autre soie (Fig. 2C) ; formule des soies : 0, 0, 1, 2, 4.
Antenne avec exopodite à six segments, une troisième soie terminale développée au segment distal.

Nauplie 4
Longueur 173,77 ± 13,2 µm. Trois soies terminales de part et d'autre de l'extrémité postérieure du corps, représentant la furca. La formule des soies de l'antennule est : 0, 0, 1, 2, 7. Antenne portant au tiers proximal une petite soie supplémentaire au bord interne de l'endopodite (Fig. 3D).
Maxillule bilobée avec quatre soies au lobe proximal, au lobe distal deux soies, l'une interne courte, l'autre terminale très longue (Fig. 1D).

Nauplie 5
Longueur 201,03 ± 7,28 µm. Antennule portant huit soies au dernier segment (Fig. 2E) ; formule des soies : 0, 0, 1, 2, 8.
Antenne avec une soie supplémentaire à l'Exp1.
Maxillule distinctement bilobée, lobe interne avec cinq soies, lobe externe muni de trois soies.

Nauplie 6
Longueur 232,98 ± 11,59 µm. Furca à quatre soies.
Formule des soies des antennules : 0, 0, 1, 2, 13.
Endopodite de l'antenne portant six soies (Fig. 3F).
Maxillule pourvue de cinq soies au bord interne de l'« endopodite » et quatre soies sur l'« exopodite » (Fig. 1F). Maxilles et maxillipèdes apparaissant sous forme d'ébauches (Fig. 1F), chacune composée de deux groupes à trois et quatre proéminences.

DESCRIPTION DES STADES COPÉPODITIQUES
Copépodite 1 (Figs 5 ; 7-12)
Longueur 408,62 ± 38,33 µm. Corps à cinq somites comprenant un céphalothorax portant face ventrale antennules, antennes, mandibules, maxillules, maxilles, maxillipèdes et P1 et quatre somites post-céphalothoraciques (Fig. 5A). Deuxième somite portant la seconde paire des pattes natatoires, le troisième somite porte une soie à chaque angle postéro-latéral ébauche de la troisième paire de pattes thoraciques (Fig. 5A). Branches furcales deux fois plus longues que larges (Fig. 7A), chacune munie de six soies (Fig. 7A) ; deux petites épines insérées respectivement au niveau des soies latérale et terminale externe ; soie dorsale nue. Opercule anal à bord lisse.
Antennule à six segments (Fig. 8A), formule des soies : 3, 3, 2 + ae, 1, 2 + ae, 7 + ae.
Antenne à quatre segments : basipodite portant deux soies nues au bord interne, insérées au tiers distal, exopodite vestigial réduit à une longue soie nue et endopodite à trois segments portant respectivement une, quatre et cinq soies (Fig. 9A).
Labre à bord libre muni de plusieurs dents (10) fortes (Fig. 10E).
Mandibule à gnathobase (ou pars-molaris) bien développée, terminée par une rangée de dents aiguës (six à sept) dans sa partie médiane et une soie à l'angle interne distal ; palpe constitué de trois soies (Fig. 10A).
Maxillule composée d'un précoxopodite, coxopodite et un palpe réduit à deux segments côte à côte ; coxopodite muni de huit soies articulées à la base plus trois épines soudées au segment ; segment proximal du palpe dérivé du coxopodite formant l'exopodite à trois soies et le basoendopodite portant quatre soies dont une soie est la plus externe (Fig. 10C).
Maxille composée d'un précoxopodite, coxopodite, basipodite et endopodite à deux segments. Précoxopodite avec un endite pourvu de deux soies spiniformes ; coxopodite avec une soie interne située à mi-longueur et un endite distal portant une forte soie et une soie nue apicales ; basipodite armé distalement de deux soies très fortes et une fine soie nue insérée à la base externe ; endopodite portant deux soies au segment proximal et trois soies terminales dont deux sont spiniformes (Fig. 10B).
Maxillipède bien différencié en quatre segments : syncoxopodite, basipodite et endopodite à deux segments ; syncoxopodite pourvu d'une soie

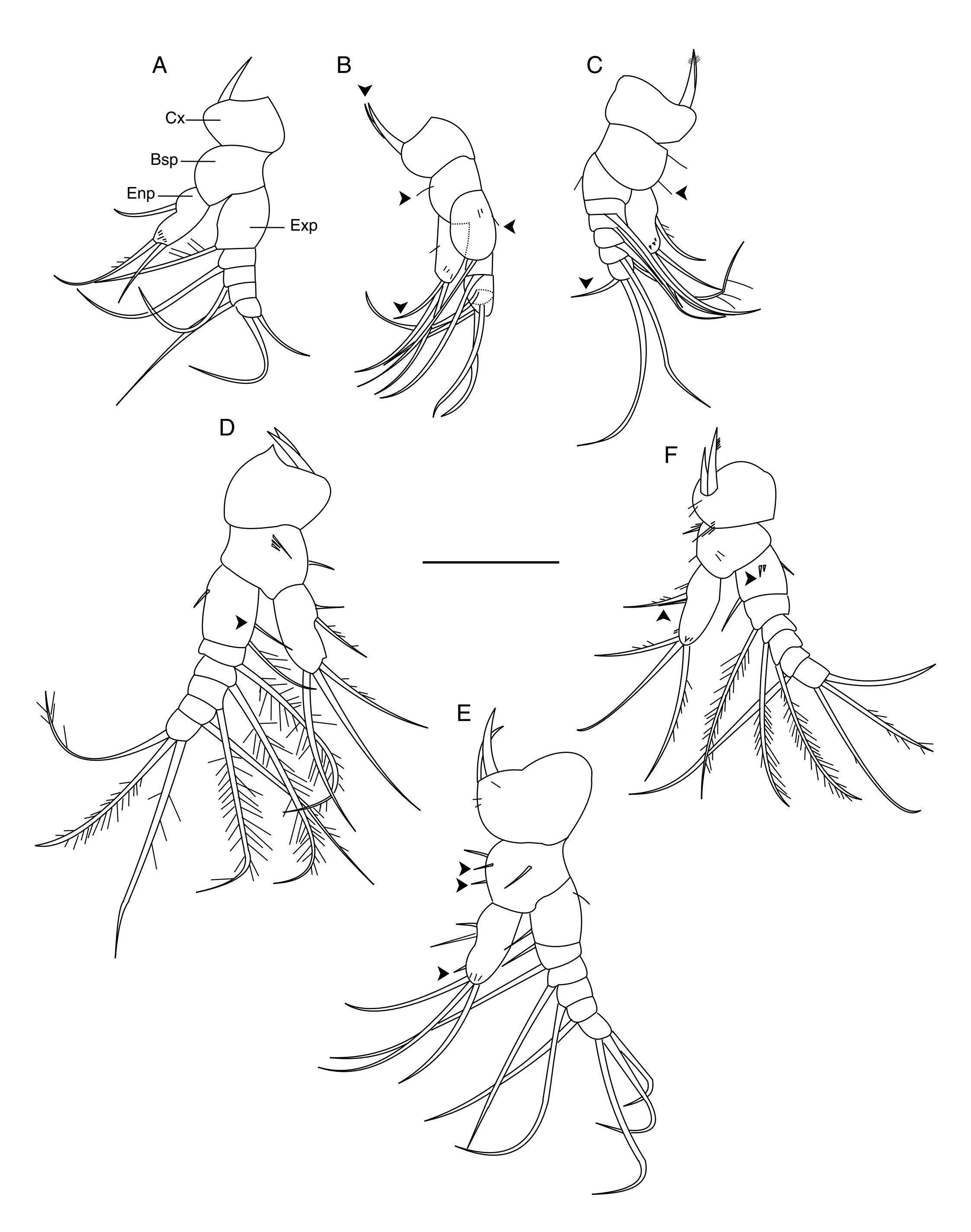


FIG. 3. — Antennes (**A2**) des nauplies d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, nauplie 1 ; **B**, nauplie 2 ; **C**, nauplie 3 ; **D**, nauplie 4 ; **E**, nauplie 5 ; **F**, nauplie 6. Abréviations : **Bsp**, basoendopodite ; **Cx**, coxopodite ; **Enp**, endopodite ; **Exp**, exopodite. Les flèches indiquent l'apparition de nouvelles soies à chaque stade. Échelle : 50 µm.

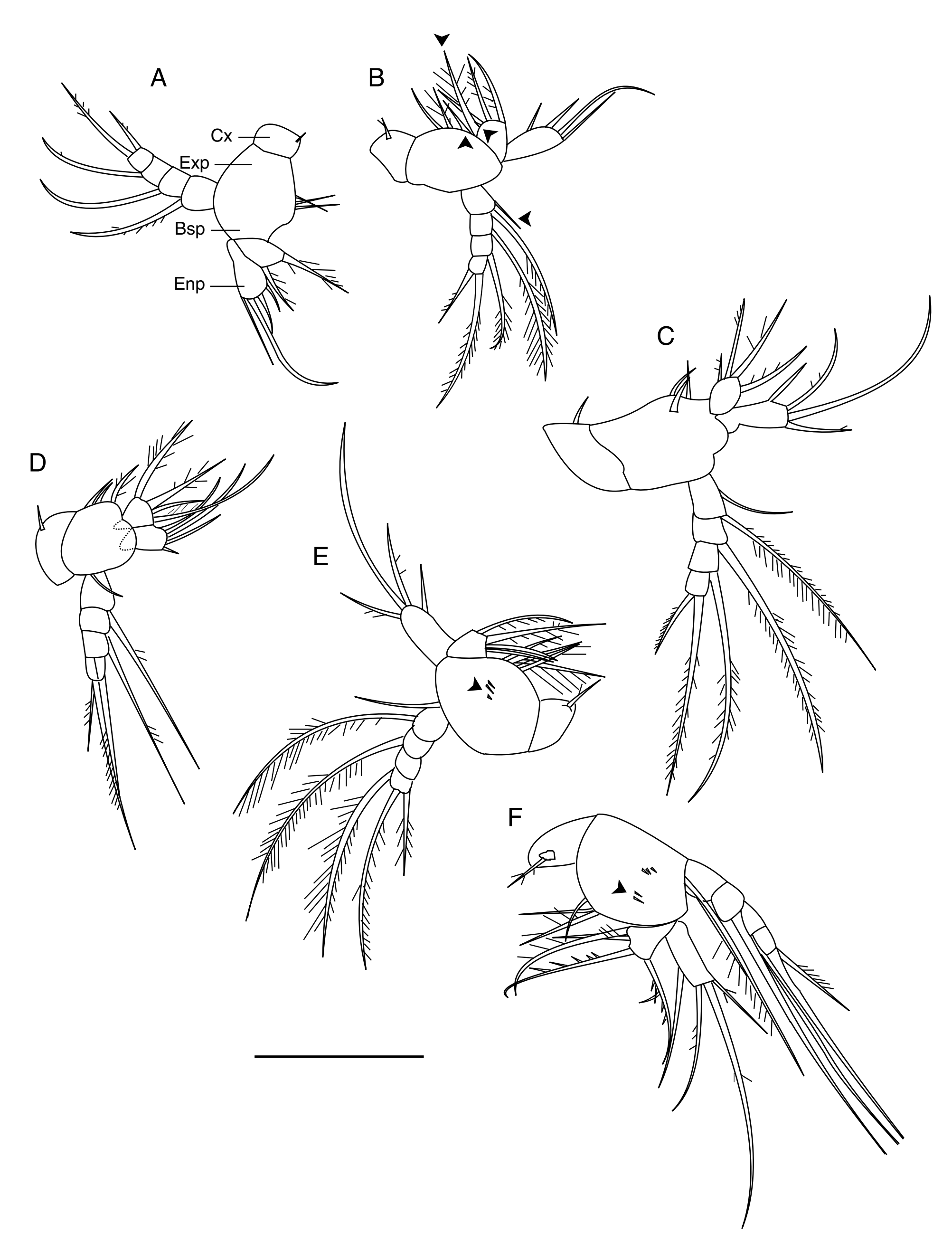


Fig. 4. — Mandibules des nauplies d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, nauplie 1 ; **B**, nauplie 2 ; **C**, nauplie 3 ; **D**, nauplie 4 ; **E**, nauplie 5 ; **F**, nauplie 6. Abréviations : **Bsp**, basoendopodite ; **Cx**, coxopodite ; **Enp**, endopodite ; **Exp**, exopodite. Les flèches indiquent l'apparition de nouvelles soies à chaque stade. Échelle : 50 µm.

spiniforme, basipodite portant deux soies ; l'une spiniforme, l'autre glabre ; une rangée de fortes spinules insérée au bord plus deux rangées de spinules sur la face postérieure ; premier segment de l'endopodite avec une soie spiniforme ainsi qu'un groupe de trois à quatre spinules insérées dista-

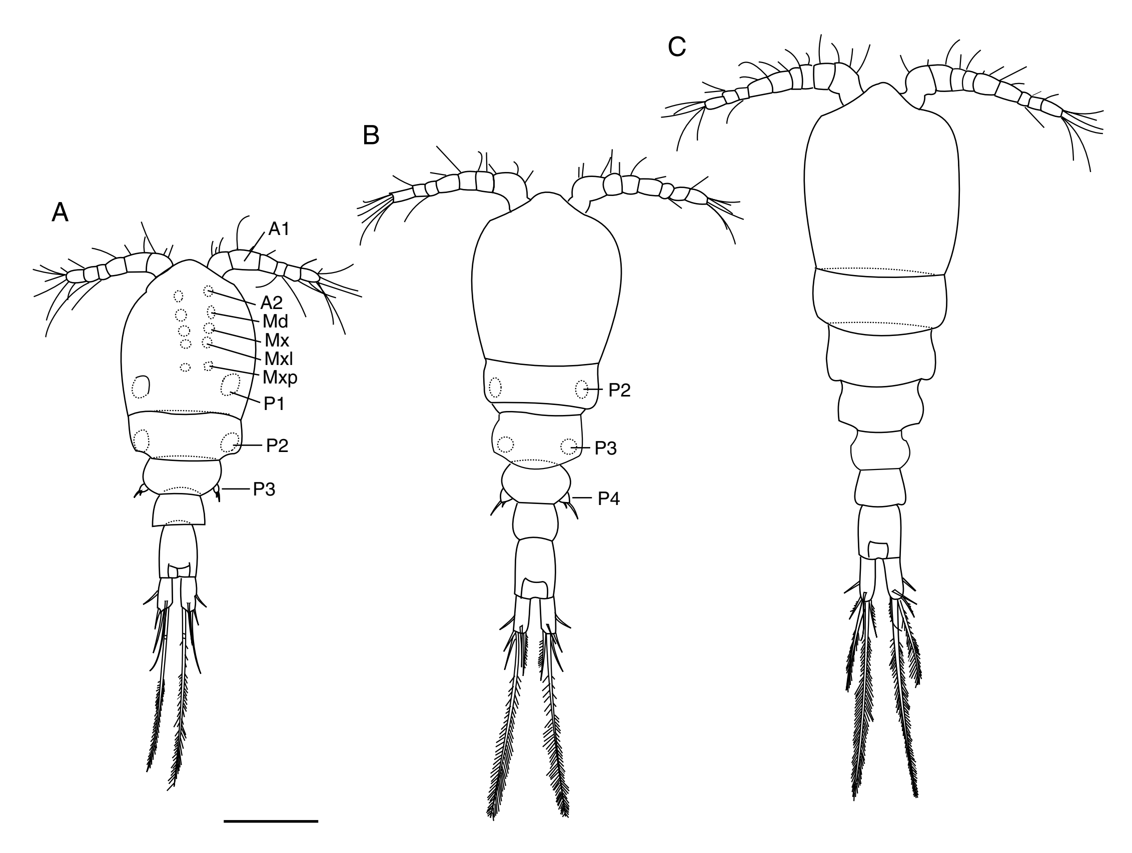


FIG. 5. — Forme générale du corps des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), vue dorsale ; **A**, copépodite 1 ; **B**, copépodite 2 ; **C**, copépodite 3. Abréviations : **A1**, antennule ; **A2**, antenne ; **Md**, mandibule ; **Mx**, maxille ; **Mxl**, maxillule ; **Mxp**, maxillipède ; **P1**, première patte thoracique ; **P2**, deuxième patte thoracique ; **P3**, ébauche de la troisième patte thoracique ; **P4**, ébauche de la quatrième patte thoracique. Échelle : 100 µm.

TABLEAU 1. — *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), formule des soies et des épines des pattes thoraciques 1 et 2 (**P1** et **P2**) du copépodite 1 (soies en chiffres arabes, épines en chiffres romains).

	Coxopodite	Basipodite	Exopodite	Endopodite
P1	0-0	1-0	IV, 2, 2	1, I-1, 3
P2	0-0	1-0	III, I-1, 2	1, I-1, 3

lement, le deuxième segment portant trois soies de longueur décroissante de l'extérieur vers l'intérieur (Fig. 10D).

P1 et P2 biramées, composées du protopodite à deux segments (coxopodite et basipodite de l'adulte), d'un endopodite et d'un exopodite unisegmentés ; plaques intercoxales non ornementées ; coxopodite glabre ; basipodite avec une soie au bord externe et de fines soies au bord interne. Bord interne de l'exopodite et bord externe de l'endopodite de P2 pourvus de fines soies, plus longues sur l'endopodite (Figs 11A ; 12A).

La formule des soies et des épines est indiquée dans le Tableau 1.

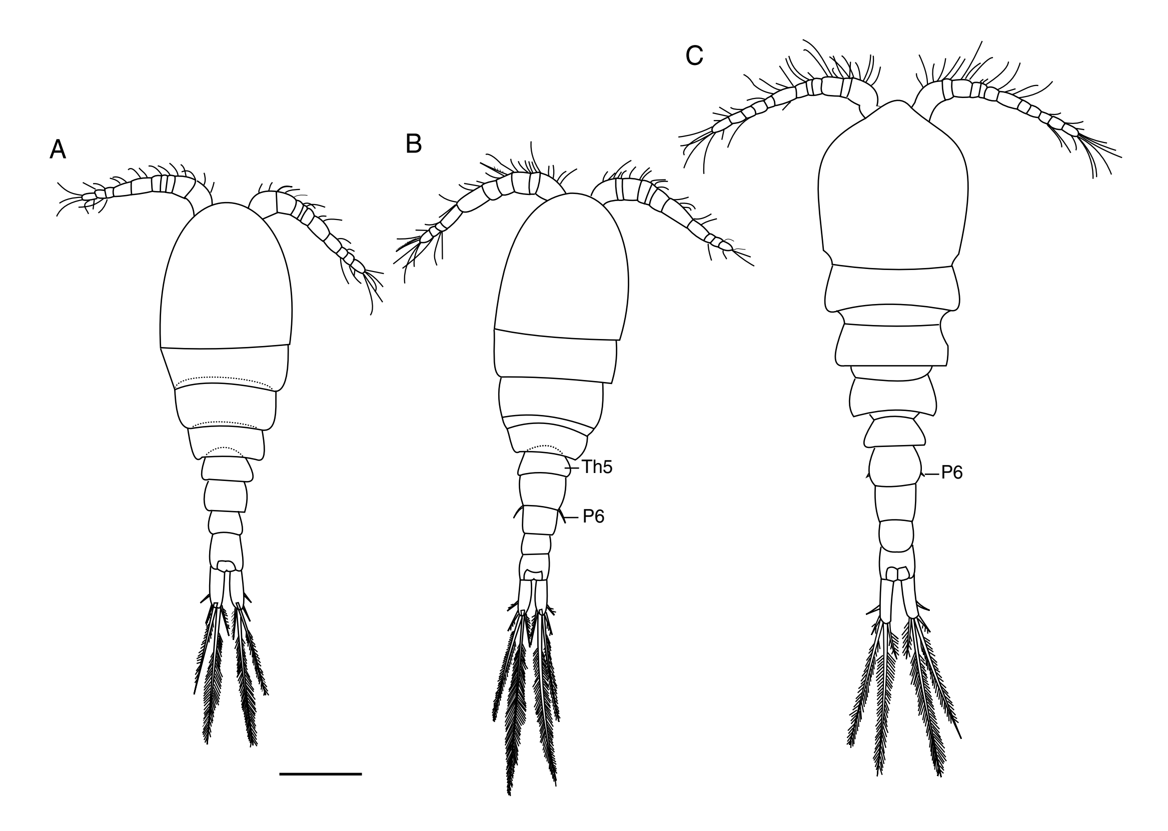


FIG. 6. — Forme générale du corps des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), vue dorsale ; **A**, copépodite 4 ; **B**, copépodite 5 ♂ ; **C**, copépodite 5 ♀. Abréviations : **P6**, sixième patte thoracique ; **Th5**, cinquième segment thoracique. Échelle : 100 µm.

Copépodite 2 (Figs 5 ; 7-9 ; 11-13)

Longueur 493,78 ± 32,85 µm. Corps à six somites comprenant le céphalothorax et cinq somites post-céphalothoraciques (Fig. 5B). Troisième de ces derniers portant latéralement l'ébauche symétrique de la P4. Dernier somite (somite anal) présentant une rangée ventrale d'épines au bord postérieur (à la base des branches furcales) (Fig. 7B).

Antennule à sept segments avec une aesthète au segment 4 (Fig. 8B) ; formule des soies : 6, 2, 2, 2 + ae, 2, 2 + ae, 7 + ae.

Antenne portant deux petites épines insérées au bord externe du basipodite (Fig. 9B).

P1 : coxopodite avec apparition de la soie au niveau de l'angle interne distal (Fig. 11B) ; basipodite avec une soie au bord interne distal ; quelques sétules distales sur la plaque intercoxale ; endopodite et exopodite à deux segments, le premier avec une rangée de sétules latérales, internes pour l'Exp et externes pour l'Enp.

P2 : coxopodite avec une soie glabre au bord distal interne et une fine soie au bord externe (Fig. 12B) ; premiers segments de l'endopodite et de l'exopodite avec une rangée distale de petites épines, trois et quatre respectivement, insérées sur le bord externe ; le deuxième segment de l'endopodite porte une rangée latérale de fines soies sur le bord interne.

P3 : coxopodite glabre, basipodite avec une soie externe ; endopodite et exopodite uniarticulés (Fig. 13A).

La formule des soies et des épines est indiquée dans le Tableau 2.

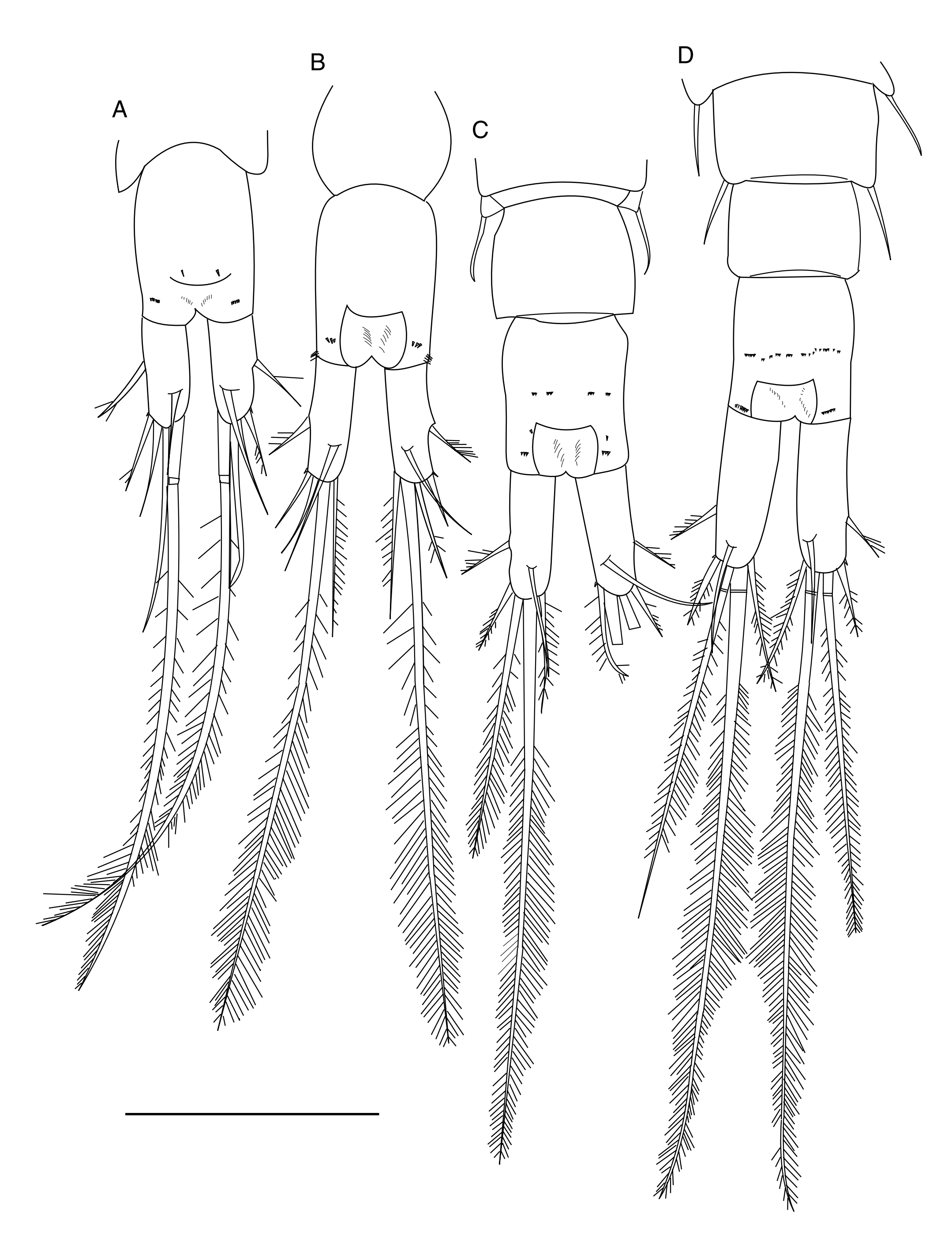


FIG. 7. — Urosomites et furca des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), vue dorsale ; **A**, copépodite 1 ; **B**, copépodite 2 ; **C**, copépodite 3 ; **D**, copépodite 4. Échelle : 100 µm.

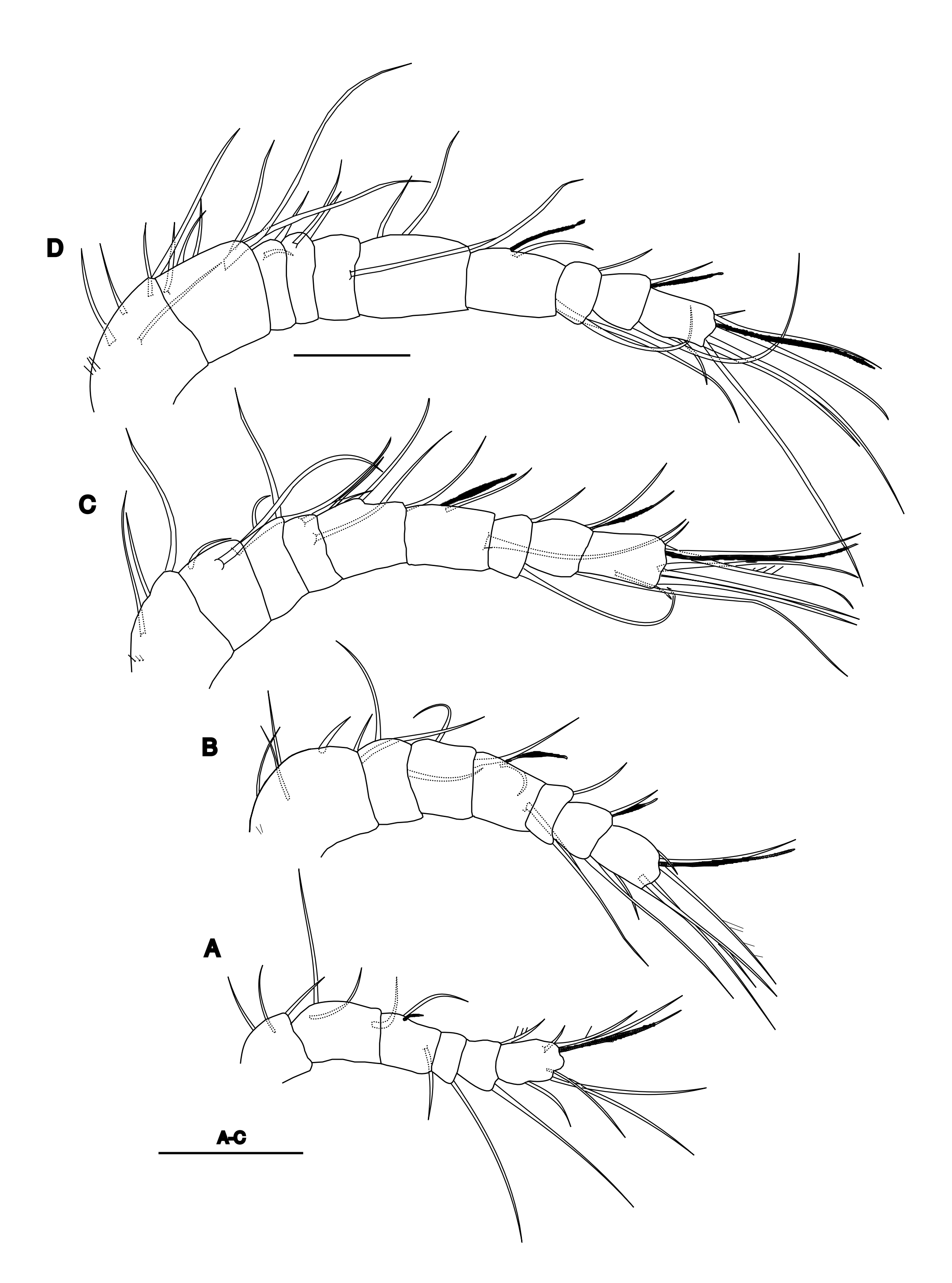


FIG. 8. — Antennules (**A1**) des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 1 ; **B**, copépodite 2 ; **C**, copépodite 3 ; **D**, copépodite 4. Échelles : 50 µm.

TABLEAU 2. — *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), formule des soies et des épines des pattes thoraciques 1 à 3 (**P1** à **P3**) du copépodite 2 (soies en chiffres arabes, épines en chiffres romains).

	Coxopodite	Basipodite	Exopodite	Endopodite
P1	0-1	1-1	I-0 ; III, 2, 3	0-1 ; 1, I-1, 4
P2	0-1	1-0	I-0 ; II, I-1, 3	0-1 ; 1, I-1, 3
P3	0-0	1-0	III, I-1, 2	1, I-1, 3

TABLEAU 3. — *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), formule des soies et des épines des pattes thoraciques 1 à 4 (**P1** à **P4**) du copépodite 3 (soies en chiffres arabes, épines en chiffres romains).

	Coxopodite	Basipodite	Exopodite	Endopodite
P1	0-1	1-1	I-1 ; III, 1,3	0-1 ; 1, I-1, 4
P2	0-1	1-0	I-1 ; III, I-1, 4	0-1 ; 1, I-2, 3
P3	0-1	1-0	I-0 ; II, I-1, 3	0-1 ; 1, I-1, 3
P4	0-0	1-0	III ; I-1, 2	1, II, 3

Copépodite 3 (Figs 5 ; 7-9 ; 11-15)

Longueur 619,02 ± 38,23 µm. Corps à sept somites comprenant un prosome à quatre somites portant les pattes thoraciques 1 à 4 et un urosome à trois somites (Fig. 5C). Antennule à neuf segments (Fig. 8C) ; formule des soies : 3, 3, 2, 2, 3, 2 + ae, 2, 2 + ae, 7 + ae. Antenne avec deux petites épines au bord externe du basipodite ; deuxième segment de l'endopodite portant cinq soies plus une petite soie à mi-distance du bord antérieur et une rangée de poils au bord externe (Fig. 9C).

P1 et P2 : exopodites avec une soie interne supplémentaire au bord interne du premier segment ; plaque intercoxale de P2 glabre, deuxième segment de l'endopodite et de l'exopodite munis d'une nouvelle soie (Figs 11C ; 12C).

P3 : coxopodite avec une soie située à l'angle interne ; plaque intercoxale non ornementée ; exopodite et endopodite à deux segments (Fig. 13B).

P4 : avec exopodite et endopodite à un segment ; coxopodite sans soies ; basipodite avec une petite soie au bord externe et une rangée de sétules latérale au bord interne ; plaque intercoxale non ornementée (Fig. 14A).

P5 : formée d'un segment court portant une épine interne très courte et une longue soie externe (Fig. 15A). La formule des soies et des épines est indiquée dans le Tableau 3.

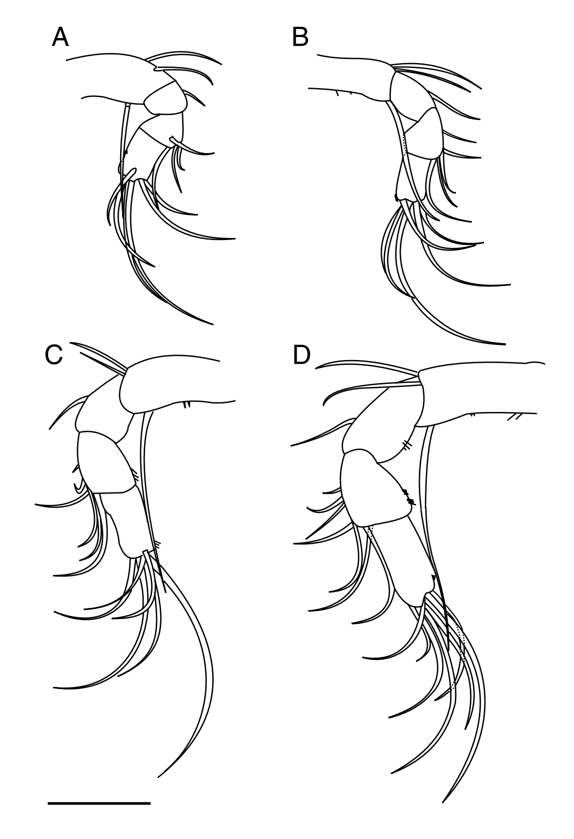


FIG. 9. — Antennes (**A2**) des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 1 ; **B**, copépodite 2 ; **C**, copépodite 3 ; **D**, copépodite 4. Échelle : 50 µm.

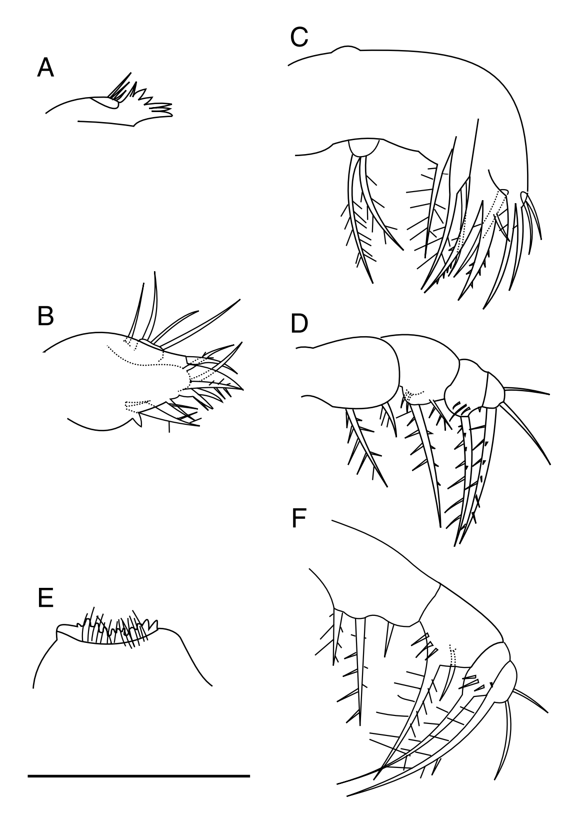


FIG. 10. — *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, mandibule du copépodite 1 ; **B**, maxillule du copépodite 1 ; **C**, maxille du copépodite 1 ; **D**, maxillipède du copépodite 1 ; **E**, labre du copépodite 1 ; **F**, maxillipède du copépodite 3. Échelle : 50 µm.

Copépodite 4 (Figs 6 ; 8 ; 9 ; 13-15)

Longueur 717,76 ± 38,23 µm. Corps à huit segments avec urosome à quatre somites (Fig. 6).
Antennules à 10 segments (Fig. 8) ; formule des soies : 5, 6, 2, 2, 2, 3, 2 + ae, 2, 2 + ae, 7 + ae.
Antenne : deuxième segment et troisième segments de l'endopodite à sept soies (Fig. 9).
P1 à P4 : avec endopodite et exopodite bisegmentés ; coxopodite de P4 avec une soie sur le bord interne et une rangée d'épines au bord postérieur (Figs 11D ; 12D ; 13C ; 14B).
P5 : formée de deux segments, segment proximal avec une soie externe longue ; segment terminal muni d'une soie aussi longue que celle du premier segment et d'une petite épine sub-distale interne (Fig. 15B).
La formule des soies et des épines est indiquée dans le Tableau 4.

Copépodite 5 femelle (Figs 6 ; 11-14 ; 20-22 ; 25)

Longueur 954,26 ± 73,67 µm. Corps à neuf somites avec urosome à cinq somites (Fig. 6C). Somite anal avec une rangée d'épines sur le bord postérieur ; présence de sétules postérieurement à l'opercule anal. Branches furcales trois fois aussi longues que larges (Fig. 20A). Urosomite génital bien arrondi, avec de chaque côté deux soies et une épine latérales, insérées en retrait par rapport à l'angle externe qui sont l'ébauche des futures P6 (Fig. 6C). Ébauche du réceptacle séminal au deuxième urosomite (Fig. 25B).
Antennule à 11 segments (Fig. 21A) ; formule des soies : 7, 4, 8, 3, 2, 2, 3, 2 + ae, 2, 2 + ae, 7 + ae.
Antenne : face caudale du basipodite portant une double rangée d'épines (sept et deux) et deux rangées de trois épines insérées sur le bord externe (Fig. 22D). Enp2 muni de huit soies, la soie la plus distale la plus longue ; bords externes des trois segments de l'endopodite garnis de poils.
P1 à P4 : à endopodite et exopodite à trois segments ; une rangée d'épines au bord postérieur des premier et deuxième segments (Figs 11F ; 12F ; 13E ; 14D). Plaque intercoxale de P2 ornée de quelques poils disposés de part et d'autre de la face postérieure (Fig. 12F), celle de P4 avec une

TABLEAU 4. — *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), formule des soies et des épines des pattes thoraciques 1 à 4 (**P1** à **P4**) du copépodite 4 (soies en chiffres arabes, épines en chiffres romains).

	Coxopodite	Basipodite	Exopodite	Endopodite
P1	0-1	1-1	I-1 ; III, 5	0-1 ; 1, I-1, 5
P2	0-1	1-0	I-1 ; IV, 5	0-1 ; 1, I-1, 4
P3	0-1	1-0	I-1 ; III, I-1,4	0-1 ; 1, I-1, 4
P4	0-1	1-0	I-0 ; III, I-1, 4	0-1 ; 1, II, 3

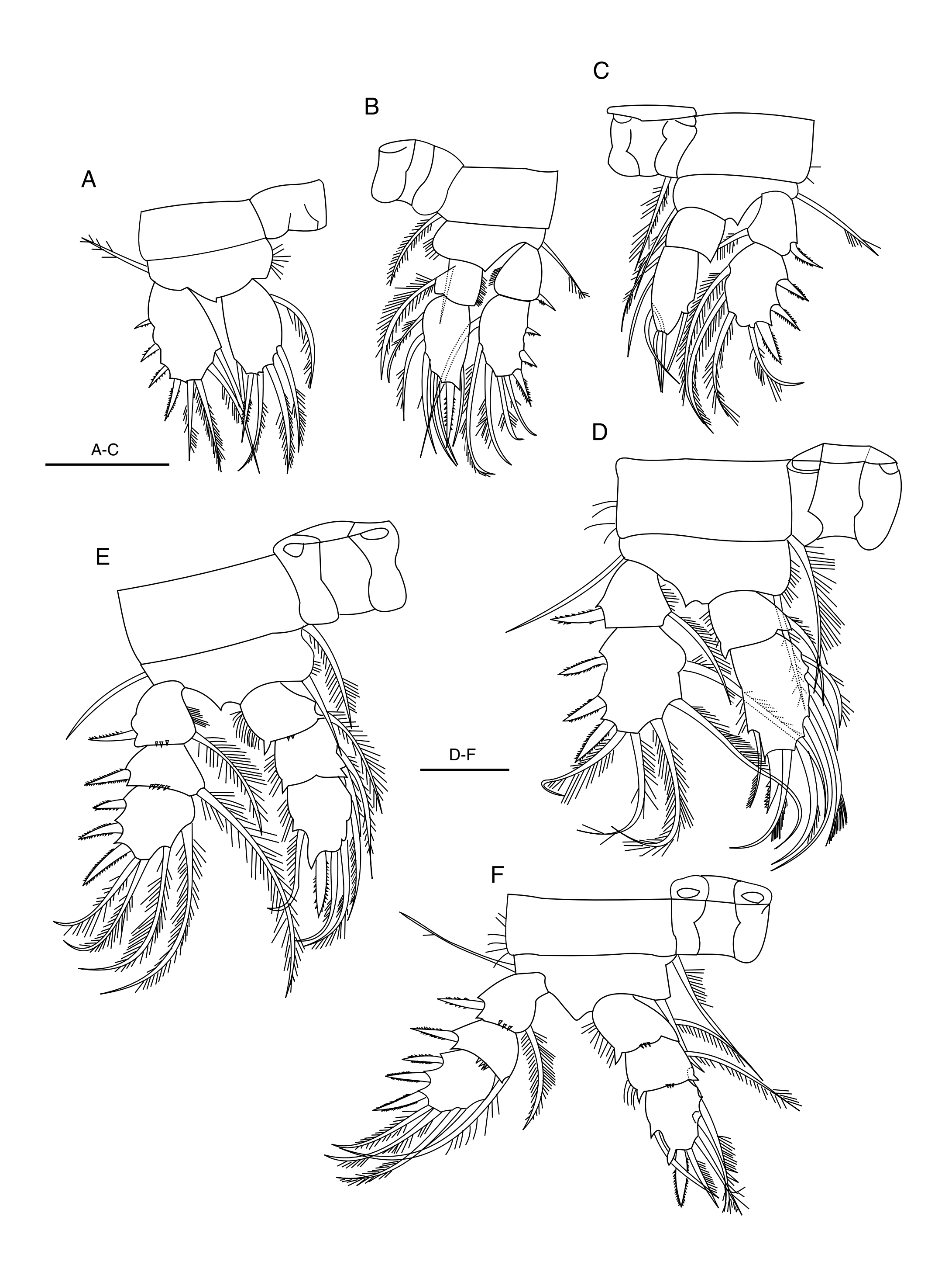


FIG. 11. — Pattes thoraciques (**P1**) des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 1 ; **B**, copépodite 2 ; **C**, copépodite 3 ; **D**, copépodite 4 ; **E**, copépodite 5 ♂ ; **F**, copépodite 5 ♀. Échelles : 50 µm.

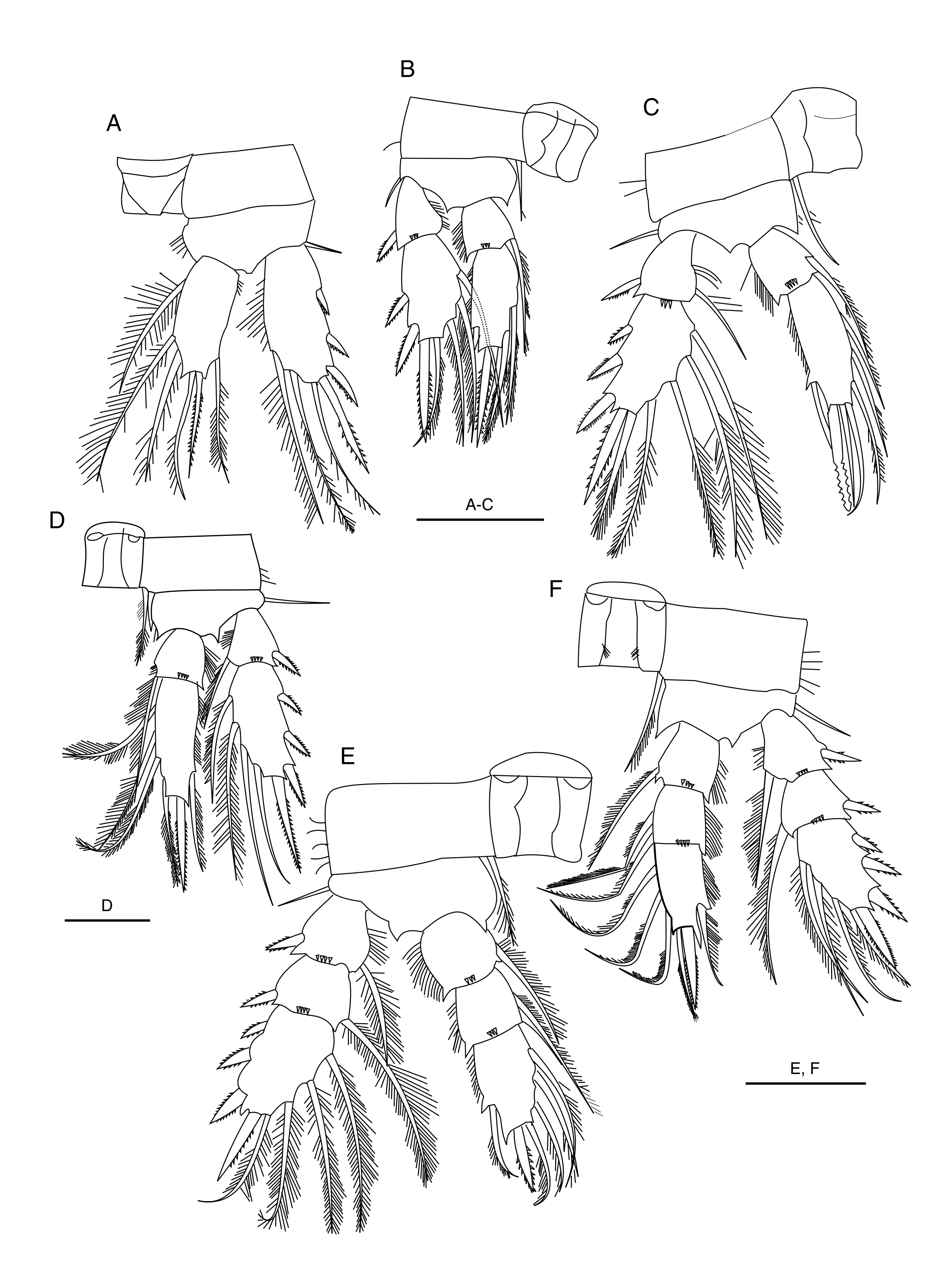


Fig. 12. — Pattes thoraciques (**P2**) des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 1 ; **B**, copépodite 2 ; **C**, copépodite 3 ; **D**, copépodite 4 ; **E**, copépodite 5 ♂ ; **F**, copépodite 5 ♀. Échelles : 50 µm.

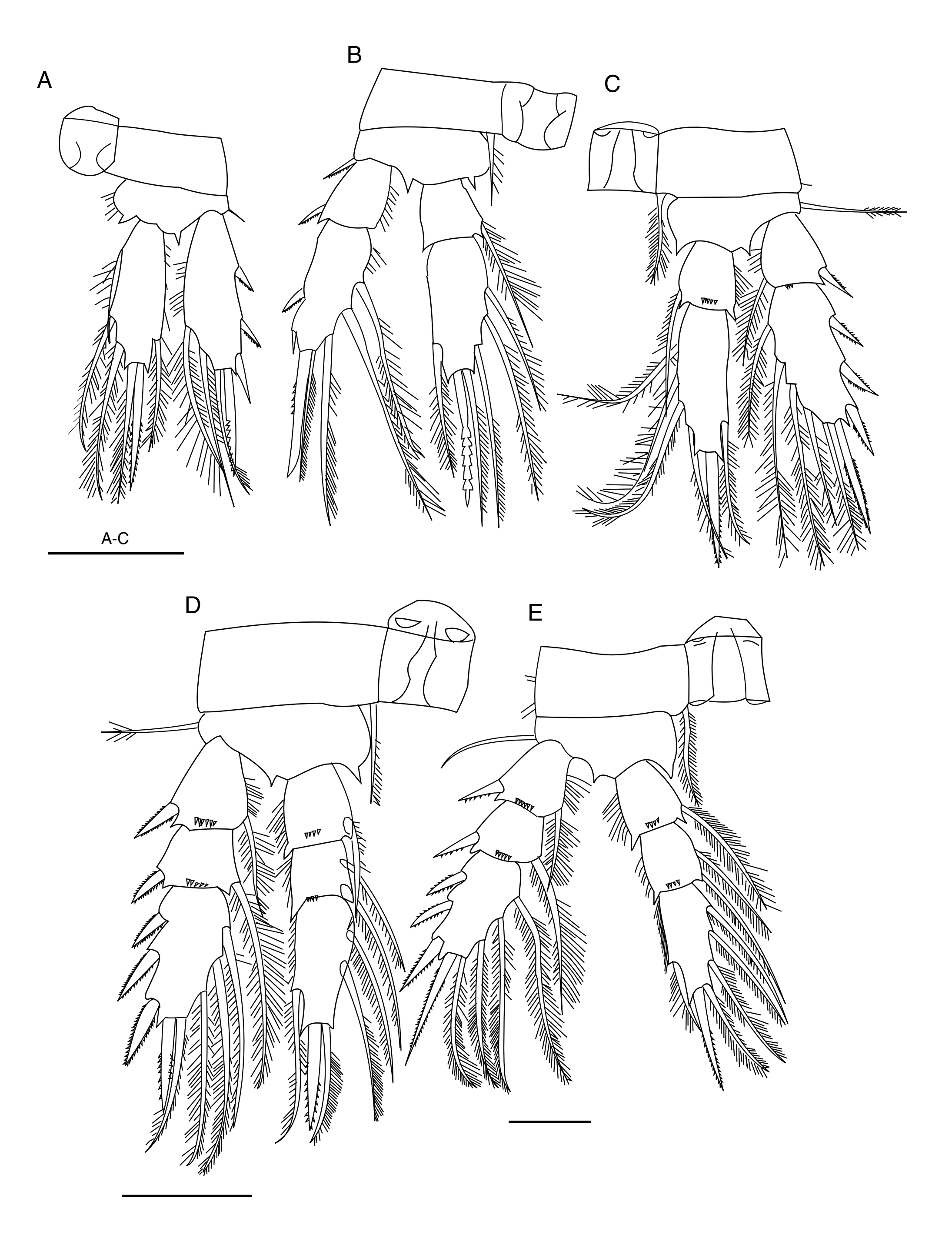


FIG. 13. — Pattes thoraciques (**P3**) des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 2 ; **B**, copépodite 3 ; **C**, copépodite 4 ; **D**, copépodite 5 ♂ ; **E**, copépodite 5 ♀. Échelles : 50 µm.

TABLEAU 5. — *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), formule des soies et des épines des pattes thoraciques 1 à 4 (**P1** à **P4**) du copépodite 5 femelle (soies en chiffres arabes, épines en chiffres romains).

	Coxopodite	Basopodite	Exopodite	Endopodite
P1	0-1	1-1	I-1 ; I-1 ; III, 1, 3	0-1 ; 0-2 ; 1, I, 4
P2	0-1	1-0	I-1 ; I-1 ; III, I-1, 3	0-1 ; 0-2 ; 1, I-1,3
P3	0-1	1-0	I-1 ; I-1 ; III, I-1, 3	0-1 ; 0-2 ; 1, I-1,3
P4	0-1	1-0	I-1 ; I-1 ; IV, I-1, 3	0-1 ; 0-2 ; 1, II, 2

rangée transversale d'épines (Fig. 14D). Basipodite de P4 ornementé d'une rangée distale d'épines sur la face postérieure. La formule des soies et des épines est indiquée dans le Tableau 5. P6 : représentée par une épine et deux soies (Fig. 25B).

Copépodite 5 mâle (Figs 6 ; 11-15 ; 17 ; 18 ; 22)
Longueur 793,59 ± 39 µm. Corps à neuf somites, le premier somite de l'urosome le plus long et portant à chaque angle distal les P6 (Fig. 6B).
Antennule à 11 segments comme la femelle sauf sixième segment portant trois soies (Fig. 18A) ; soie juxtaposée à l'aesthète du segment 8 semblant spiniforme ; formule des soies : 7, 4, 8, 3, 2, 3, 3, 2 + ae, 2, 2 + ae, 7 + ae.
P1 à P4 présentant les mêmes caractères que chez C5 femelle (Figs 11E ; 12 E ; 13D ; 14C).

DESCRIPTION DES STADES ADULTES
Femelle adulte (Figs 15 ; 16 ; 20-25)
Longueur 1101,63 ± 69,7 µm. Spécimens colorés par des tâches bleuâtres situées au niveau de la région buccale et des appendices, visibles également chez les copépodites.
Corps à neuf segments comprenant un prosome à quatre somites et un urosome à cinq somites (Fig. 16B). Prosome avec céphalothorax et trois somites thoraciques diminuant en largeur de la partie antérieure vers la partie postérieure. Céphalothorax le plus large dans la partie médiane et le plus étroit dans la partie antérieure. Céphalosome presque aussi long que large (rapport variant de 0,96 à 1,49).
Double segment génital à forme antérieure arrondie dans sa partie proximale puis devenant cylindrique ; rapport longueur/largeur variant de 0,7 à 1,12. Réceptacle séminal de forme ovale, à bord antérieur plus ou moins concave (Fig. 25A). Deux urosomites suivants à bords postérieurs festonnés, somite anal avec une rangée de spinules au bord distal, n'atteignant pas ventralement les bords latéraux. Postérieurement à l'opercule anal, deux rangées longitudinales de sétules symétriques (Fig. 20). Branches furcales quatre à cinq fois plus longues que larges, divergentes, à bords internes nus ; soies furcales : présence de spinules insérées à la base des soies terminales externes, soie médiane interne la plus longue ; soie latérale insérée à la fin du troisième quart distal de la furca, Ti 0,80 fois aussi longue que les branches furcales, Sd à peu près égale à Te ; Ti/Tmi = 0,28 ± 0,02, Ti/Tme = 0,33 ± 0,03, Ti/Te = 1,57 ± 0,24 et Ti/Sd = 1,50 ± 0,51. Ciliature des soies furcales homonome.
Antennule à 17 segments dépassant à peine le bord postérieur du céphalothorax ; présence d'une aesthète au segment 12, à extrémité atteignant le tiers proximal du segment 15 (Fig. 21B) ; formule des soies : 8, 4, 2, 6, 4, 1 + sp, 2, 1, 1, 0, 1, 1 + ae, 0, 1, 2, 2 + ae, 7 + ae.
Antenne : basipodite avec deux rangées d'épines sur la face caudale et un groupe de trois épines sur la face proximale frontale ; premier segment de l'endopodite avec une soie distale et une rangée de spinules au bord externe ; deuxième segment de l'endopodite pourvu de neuf soies parmi lesquelles cinq disposées sur le bord interne et les quatre autres insérées le long de la partie interne du bord distal, présence de spinules le long du tiers distal du bord externe ; troisième segment pourvu de sept soies terminales et de quelques spinules le long du bord externe (Fig. 22E, F).
Labre avec une ornementation complexe de poils sur la face ventrale, la partie antérieure plus large

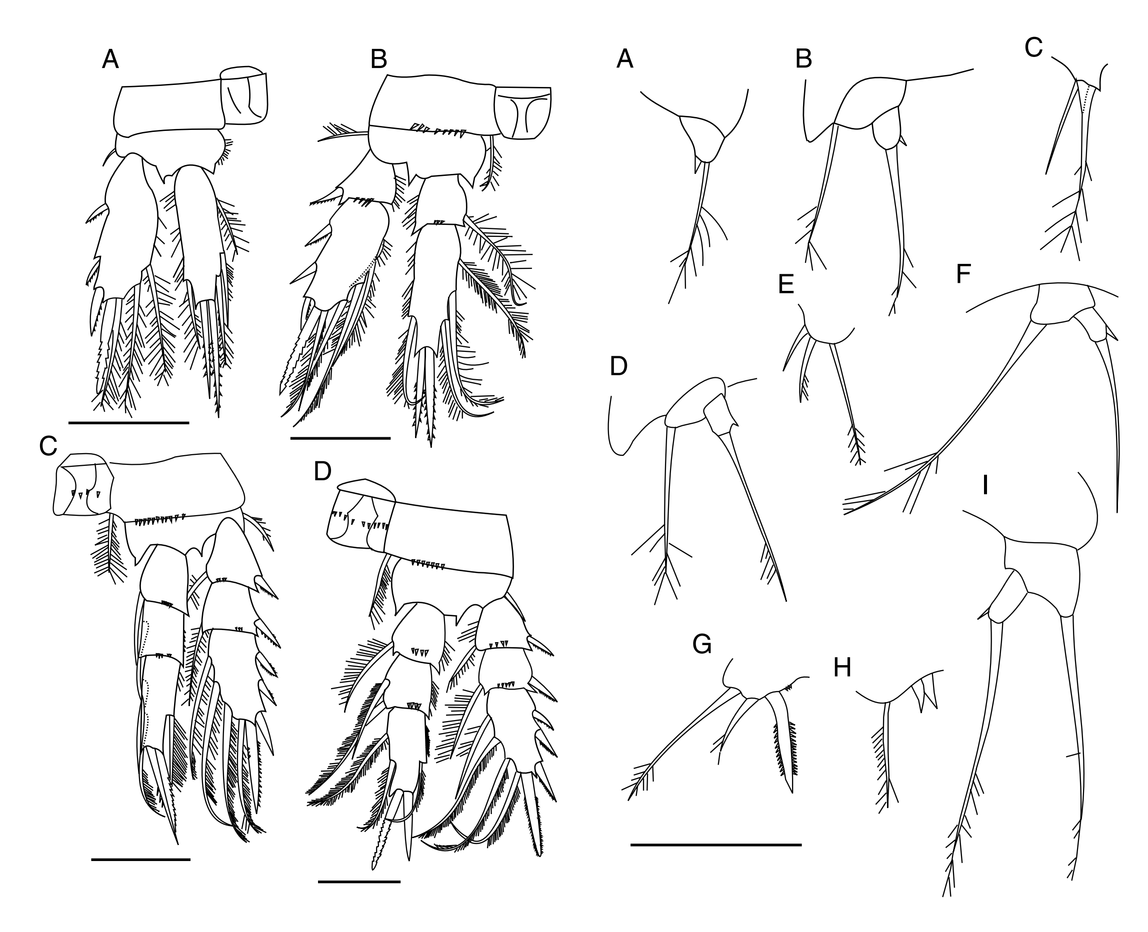


Fig. 14. — Pattes thoraciques (**P4**) des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 3 ; **B**, copépodite 4 ; **C**, copépodite 5 ♂ ; **D**, copépodite 5 ♀. Échelles : 50 µm.

Fig. 15. — Pattes thoraciques (**P5** et **P6**) des copépodites d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, P5 du copépodite 3 ; **B**, P5 du copépodite 4 ; **C**, P6 du copépodite 4 ; **D**, P5 du copépodite 5 ♂ ; **E**, P6 du copépodite 5 ♂ ; **F**, P5 du stade adulte ♂ ; **G**, P6 du stade adulte ♂ ; **H**, P6 du stade adulte ♀ ; **I**, P5 du stade adulte ♀. Échelle : 50 µm.

que la partie postérieure, cette dernière pourvue d'une dizaine de dents très fortes (Fig. 24F).

Mandibule composée d'un coxopodite à gnathobase bien développée, pourvue de fortes dents avec une soie insérée à l'angle interne et un palpe réduit composé de trois soies insérées sur un bourrelet, deux très longues, la troisième courte et glabre (Fig. 24B).

Maxillule composée d'un précoxopodite, coxopodite et palpe ; basoendopodite portant quatre soies dont une spiniforme, et un exopodite avec trois soies ; arthrite du précoxopodite pourvu de huit soies insérées à la base et de trois épines soudées au segment (Fig. 24C).

Maxille à cinq segments comprenant le précoxopodite, le coxopodite, le basipodite et l'endopodite à deux segments ; endite du précoxopodite avec deux soies spiniformes ; coxopodite avec endite proximal représenté par une soie ; endite distal pourvu de deux soies dont une spiniforme et l'autre glabre ; basipodite avec deux fortes soies spiniformes en crochet et une soie glabre ; premier segment de l'endopodite pourvu de deux soies terminales, le deuxième portant trois soies, deux spiniformes et une nue (Fig. 24D).

Maxillipède à quatre segments, le syncoxopodite, le basipodite et l'endopodite à deux segments ;

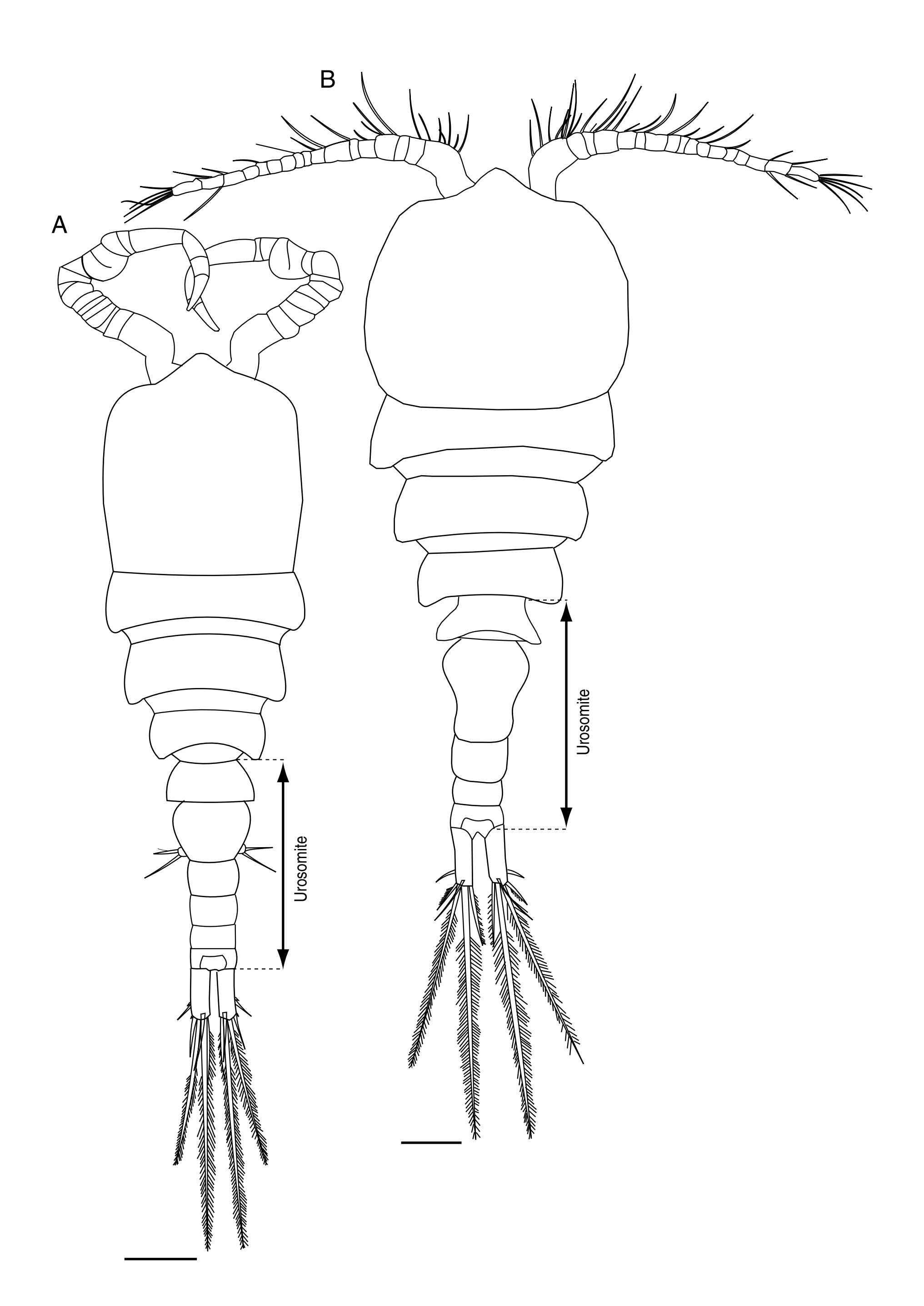


Fig. 16. — Morphologie générale des stades adultes d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), vue dorsale ; **A**, ♂ ; **B**, ♀. Échelles : 100 µm.

TABLEAU 6. — *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), formule des soies et des épines des pattes thoraciques 1 à 4 (**P1** à **P4**) du stade adulte femelle (soies en chiffres arabes, épines en chiffres romains).

	Coxopodite	Basipodite	Exopodite	Endopodite
P1	0-1	1-1	I-1 ; I-1 ; III ; 2, 2	0-0 ; 0-2 ; 1, I-1, 3
P2	0-1	1-0	I-1 ; I-1 ; III ; I-1, 3	0-1 ; 0-2 ; 1, I-1, 4
P3	0-1	1-0	I-1 ; I-1 ; III ; I-1, 3	0-1 ; 0-2 ; 1, I-1, 3
P4	0-1	1-0	I-1 ; I-1 ; III ; I-1, 3	0-1 ; 0-2 ; 1, II, 2

syncoxopodite avec trois soies spiniformes au bord interne ; basipodite avec deux soies internes munies d'épines le long du bord externe, une rangée de cinq spinules au bord interne et deux rangées de spinules sur la face postérieure ; premier segment de l'endopodite pourvu d'une longue soie armée d'épines le long du bord interne et d'une rangée de quatre spinules au bord distal ; deuxième segment de l'endopodite portant trois soies, une spiniforme et deux glabres (Fig. 24E).

P1 à P3, à trois segments ; coxopodite pourvu de soies latérales sur le bord externe et une rangée latérale, oblique de petites spinules (quatre à six) sur la face caudale. P4 avec une rangée d'épines au bord distal du coxopodite et un groupe de soies latérales, face caudale (Fig. 23) ; plaque intercoxale de P4 avec une rangée médiane d'épines courtes. Basipodite de P2 à P4 avec une rangée de spinules le long du bord externe de la face caudale. Soie du basipodite de P1 très longue, atteignant le bord distal de Enp2 P1. P1 à P4 avec une rangée distale d'épines aux premier et deuxième segments de l'endopodite et de l'exopodite. Enp3 P4 jusqu'à quatre fois plus long que large, à épines terminales subégales, l'épine interne plus longue que l'externe (Tableau 9). Formule des épines des exopodites : 3. 4. 4. 4. La formule des soies et des épines est indiquée dans le Tableau 6.

P5 comprenant deux segments, le segment proximal, large, portant une longue soie, le segment distal, réduit muni d'une soie apicale aussi longue et d'une courte épine subapicale interne (Fig. 15I).

P6 visible latéralement sur le double somite génital, composée d'une soie interne et de deux petites protubérances (Fig. 15H).

Adulte mâle (Figs 15-19 ; 24 ; 25)

Longueur 852,12 ± 35,8 µm. Urosome à six segments comprenant le Th5, le somite génital et quatre autres urosomites (Fig. 16A). Somite génital montrant par transparence les spermatophores internes (Fig. 25C) ; P6 constituée chacune d'une plaque portant latéralement trois appendices (Fig. 17). Branches furcales 3,5 fois plus longues que larges à bords internes glabres ; quelques spinules à la base des soies latérales et terminales externes.

Antennules à 17 segments, géniculées entre les segments 14 et 15 (Fig. 18C, D) ; sétation : aesthètes longs bien différenciés, aux segments 1 (3), 4 (1), 9 (1), 12 (1), 16 (1), les deux derniers de petite dimension ; dernier segment terminé en pointe, avec distalement sept soies et une aesthète. Formule générale des soies : 8 + 3ae, 4, 2, 8 + ae + sp, 2, 1, 2, 2, 2 + ae, 2, 2, 1 + ae, 1, 2, 2, 2 + ae, 7 + ae.

Tous les autres appendices présentant la même structure et ornementation que chez la femelle, excepté P1 à P3 aux plaques intercoxales à ornementation plus complexe (Fig. 19A-C) avec une autre rangée d'épines disposées en arcs symétriques à la partie distale de la plaque ; plaque intercoxale de P4 avec quatre rangées d'épines, le long du bord distal et proximal et de chaque côté du bord latéral externe du coxopodite (Fig. 19D).

P5 comme chez la femelle (Fig. 15F). P6 constituée par une plaque unique pourvue de deux soies et une épine, la soie externe deux fois plus longue que la médiane et une épine interne aussi longue que la soie médiane avec une rangée de spinules insérées à la base (Fig. 15G).

Tous les changements morphologiques observés au cours du développement complet de *A. robustus* sont résumés dans les Tableaux 7 et 8.

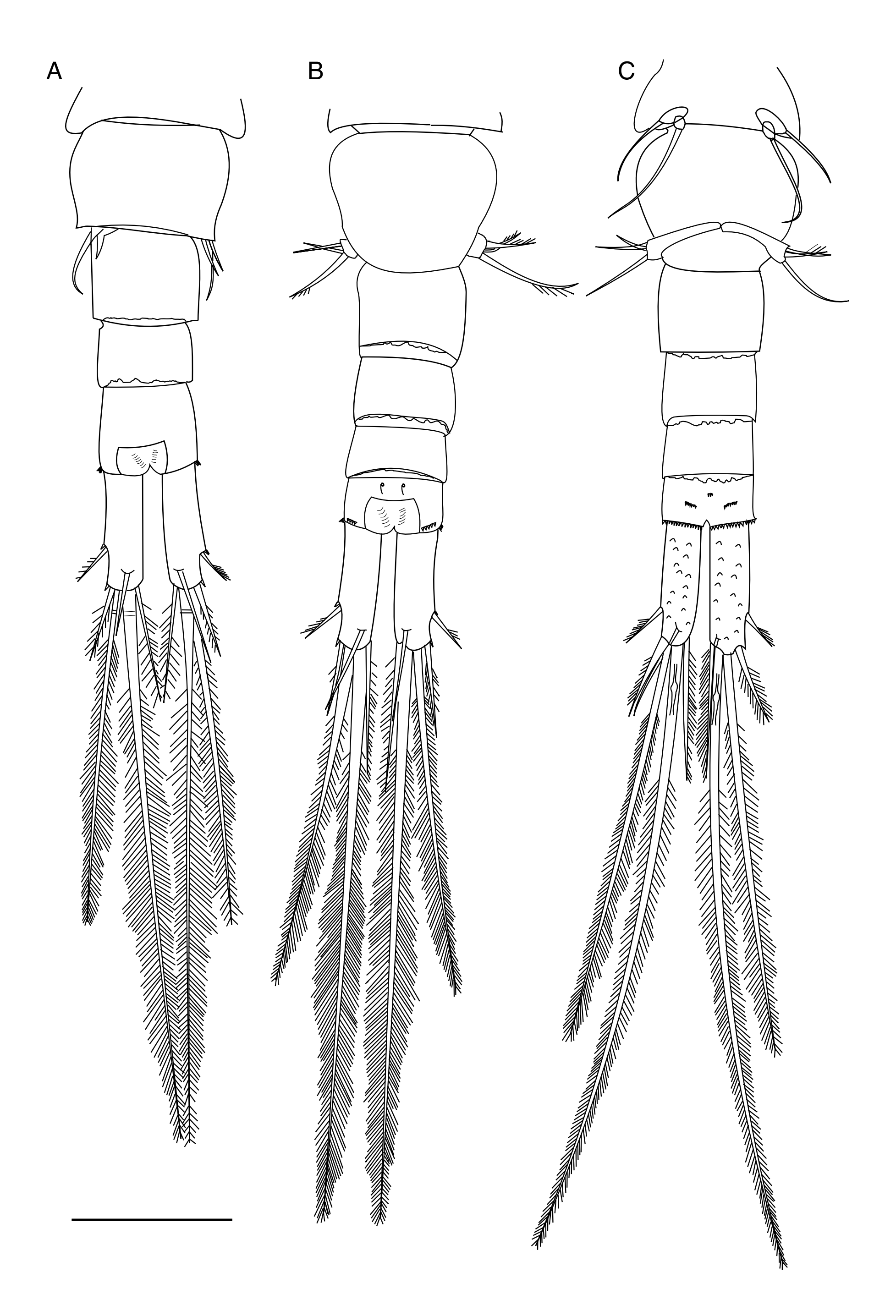


Fig. 17. — Urosomites et furca d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 5 ♂, vue dorsale ; **B**, stade adulte ♂, vue dorsale ; **C**, stade adulte ♂, vue ventrale. Échelle : 100 µm.



FIG. 18. — Antennules (**A1**) d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 5 ♂ ; **B**, stade adulte ♂ (segments 1 à 9 de A1) ; **C**, stade adulte ♂ (segments 10 à 15) ; **D**, stade adulte ♂ (segments 16 et 17) ; ▲, plan de la géniculation. Échelles : 50 µm.

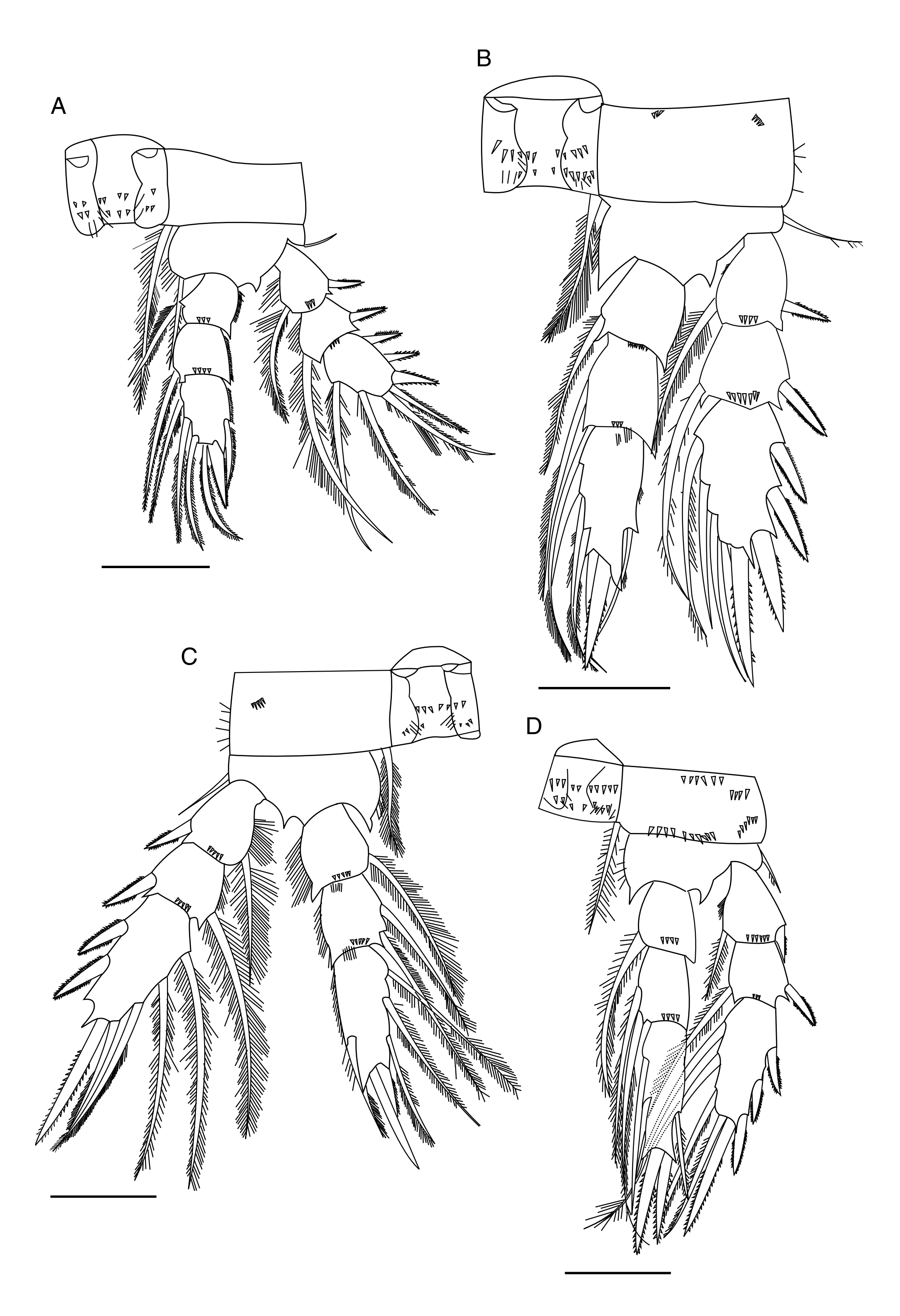


Fig. 19. — Pattes thoraciques du stade adulte mâle d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, première patte thoracique ; **B**, deuxième patte thoracique ; **C**, troisième patte thoracique ; **D**, quatrième patte thoracique. Échelles : 50 µm.

TABLEAU 7. — Évolution de la sétation des appendices au cours du développement nauplien d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863). Abréviations : **N1**-**N6**, nauplies 1 à 6.

Appendice	**N1**	**N2**	**N3**	**N4**	**N5**	**N6**
Antennule						
5 segments	0/0/1/2/2	0/0/1/2/3	0/0/1/2/4	0/0/1/2/7	0/0/1/2/8	0/0/1/2/13
Antenne soie						
du coxopodite	absente	présente	présente	présente	présente	présente
Exopodite						
5 à 6 segments	1/1/1/1/2	1/1/1/1/2	0/1/1/1/1/3	1/1/1/1/1/3	2/1/1/1/1/3	2/1/1/1/1/3
Endopodite	3	4	4	4	4	4
Mandibule						
Basipodite	3	3	3	4	4	4
Exopodite						
4 segments	1/1/1/2	1/1/1/2	1/1/1/2	1/1/1/2	1/1/1/2	1/1/1/2
Endopodite						
2 segments	(2/2)	(4/4)	(4/4)	(4/4)	(4/4)	(4/4)
Maxillule	absente	1 paire de soies	1 paire de soies	bilobée (4/2)	bilobée (5/3)	bilobée (5/3)
Furca						
paires de soies	1	1	2	3	3	4

TABLEAU 8. — Changements morphologiques au cours du développement copépoditique d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863). Abréviations : **A1**, antennule ; **A2**, antenne ; **C1**-**C5**, copépodites 1 à 5 ; **P1**-**P6**, pattes thoraciques 1 à 6 ; **s**, soie ; **sp**, épine ; **^B**, ébauche d'une patte thoracique.

	C1	**C2**	**C3**	**C4**	**C5**	**Adulte**
Corps (somites)	5	6	7	8	9	9 (♀) 10 (♂)
A1 (segments)	6	7	9	10	11	17
A2						
Endopodite (3 segments)	1/4/6	1/5/6	1/6/6	1/7/7	1/8/7	1/8/7
P1	uniarticulée	biarticulée	biarticulée	biarticulée	triarticulée	triarticulée
Coxopodite	0-0	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1
Basipodite	1-0	1-1	1-1	1-1	1-1	1-1
Exopodite	IV, 2, 2	I-0 ; III, 2, 3	I-1 ; III, 1, 3	I-1 ; III, 5	I-1 ; I-1 ; III, 1, 3	I-1 ; I-1 ; III, 2, 2
Endopodite	1, I + 1, 3	0-1 ; 1, I-1, 4	0-1 ; 1, I-1,4	0-1 ; 1, I-1,5	0-1 ; 0-2 ; 1, I,4	0-1 ; 0-2 ; 1, I-1,3
P2	uniarticulée	biarticulée	biarticulée	biarticulée	triarticulée	triarticulée
Coxopodite	0-0	0-1	0-1	0-1	0-1	0-1
Basipodite	1-0	1-0	1-0	1-0	1-0	1-0
Exopodite	III, I-1, 2	I-0 ; II, I-1, 3	I-1 ; III, I-1, 4	I-1 ; III, I-1, 4	I-1 ; I-1 ; III, I-1, 3	I-1 ; I-1 ; III ; I-1, 3
Endopodite	1, I +1, 3	0-1 ; 1, I-1, 4	0-1 ; 1, I-1, 4	0-1 ; 1, I-1, 5	0-1 ; 0-2 ; 1, I 4	0-1 ; 0-2 ; 1, I-1, 3
P3	1^B	uniarticulée	biarticulée	biarticulée	triarticulée	triarticulée
Coxopodite		0-0	0-1	0-1	0-1	0-1
Basipodite		1-0	1-0	1-0	1-0	1-0
Exopodite		III, I-1, 2	I-0 ; II, I-1, 3	I-1 ; III, I-1, 4	I-1 ; I-1 ; III, I-1, 3	I-1 ; I-1 ; III, I-1, 3
Endopodite		1, I-1, 3	0-1 ; 1, I-1, 4	0-1 ; 1, I-1, 4	0-1 ; 0-2 ; 1, I-1, 3	0-1 ; 0-2 ; 1, I-1, 3
P4		1^B	uniarticulée	biarticulée	triarticulée	triarticulée
Coxopodite			0-0	0-1	0-1	0-1
Basipodite			1-0	1-0	1-0	1-0
Exopodite			III, I-1, 2	I-0 ; III, I-1, 4	I-1 ; I-1 ; III, I-1, 3	I-1 ; I-1 ; III, I-1, 3
Endopodite			1, II, 3	0-1 ; 1, II, 3	0-1 ; 0-2 ; 1, II, 2	0-1 ; 0-2 ; 1, II, 2
P5 (1 à 2 lobes)			1s, 1sp	1s, 1sp ; 1s	1s, 1sp ; 1s	1s, 1sp ; 1s
P6				2s, 1sp	2s, 1sp	2s, 1sp

DISCUSSION

Développement nauplien

Il est désormais bien établi que *Acanthocyclops robustus* de la retenue Bir M'cherga se développe en six stades naupliens et cinq stades copépoditiques. Le nombre de stades naupliens chez les cyclopides a été longuement discuté. Manfredi (1923) et Amelina (1927) ont tout d'abord établi l'existence de cinq stades naupliens chez les espèces des genres *Cyclops* O. F. Müller, 1776, *Eucyclops* Claus, 1893, *Mesocyclops* G. O. Sars, 1914, *Acanthocyclops* Kiefer, 1927, *Diacyclops* Kiefer, 1927 et *Tropocyclops* Kiefer, 1927 ainsi que Auvray & Dussart (1966, 1967) chez *Eucyclops serrulatus*, *Eucyclops speratus* (Lilljeborg, 1901) et *Cyclops vicinus* Ulianine, 1875. Puis, Kiefer (1973) a défini six stades dans une analyse comparative des nauplies de 23 espèces et sous-espèces de Cyclopidae des genres *Cyclops*, *Mesocyclops* et *Thermocyclops* Kiefer, 1927. Cicchino (1974) a aussi défini six stades naupliens chez *Ectocyclops phaleratus* (C. L. Koch, 1838), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853), *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops robustus*, *Metacyclops mendocinus* (Wierzejski, 1892), *Microcyclops anceps* (Richard, 1897) et *Tropocyclops prasinus meridionalus* (Kiefer, 1931), de même que Lescher-Moutoué (1974) chez *Eucyclops serrulatus*, Dahms & Fernando (1995) chez *Mesocyclops edax* et Karaytug & Boxshall (1996) chez *Paracyclops chiltoni*. La raison de cette divergence est probablement due au fait que la différence entre les stades N4 et N5 porte principalement sur la taille. Nos observations confirment d'autres divergences telles que le nombre de soies au dernier segment de l'antennule, soie de l'exopodite de l'antenne et soies au niveau des lobes interne et externe de la maxillule.

Le développement nauplien est marqué par des modifications des appendices existant déjà en N1, l'acquisition de la maxillule, des éléments précurseurs de la furca et par l'augmentation de la taille. Les événements importants du développement des appendices A1, A2 et Md sont l'acquisition de soies, la segmentation étant fixée dès N1 : acquisition de trois soies terminales au dernier segment de l'antennule dès N2, puis augmentation à partir de N3 ; soie du coxopodite de l'antenne apparaissant en N2 ; sétation définitive atteinte en N2 pour l'endopodite de l'antenne ; sur la mandibule : une soie supplémentaire en N4 sur le basipodite, sétation définitive de l'Enp en N2. Un événement majeur est l'acquisition de la maxillule en N2 qui devient bilobée à partir de N4 et acquiert le nombre de soies définitif en N5. La taille des nauplies double de N1 à N6.

D'après la clé de détermination des stades naupliens des cyclopides établie par Cicchino (1974), la larve nauplienne de *A. robustus* fait partie du groupe « *leuckarti* » et est différenciée par la soie distale du troisième segment de l'antennule, en fait le quatrième segment suivant notre description. Cette soie est trois fois plus longue que la proximale et que celle du segment suivant portant trois soies terminales. De plus, le segment distal de l'endopodite de la mandibule est pourvu d'une soie médiane plus large, la soie interne étant la plus large chez N1.

Kiefer (1973) a démontré que la maxillule, par la sétation, constitue un caractère systématique pour distinguer les nauplies N4, N5 et N6 des espèces des genres *Cyclops*, *Mesocyclops* et *Thermocyclops*. Chez *A. robustus*, nous avons observé cinq soies au lobe interne de la maxillule et trois soies au lobe externe à partir de N5 conformément aux descriptions de Dukina (1956) alors que Cicchino (1974) a décrit respectivement quatre et trois soies au stade N6 et Kiefer (1973) a décrit la maxillule de N4 avec respectivement quatre et trois soies.

Amelina (1927) a montré chez *A. robustus* l'addition d'une paire de soies furcales à partir de N3, tout comme Dukina (1956) chez les genres *Acanthocyclops* et *Macrocyclops* mais absence d'une troisième paire de soies furcales suivant les descriptions de Cicchino (1974). Suivant nos observations, apparition d'une paire de soies à partir de N3 puis augmentation en N4 et en N6.

Développement copépoditique

Au cours des cinq stades copépoditiques, les événements importants sont l'apparition de

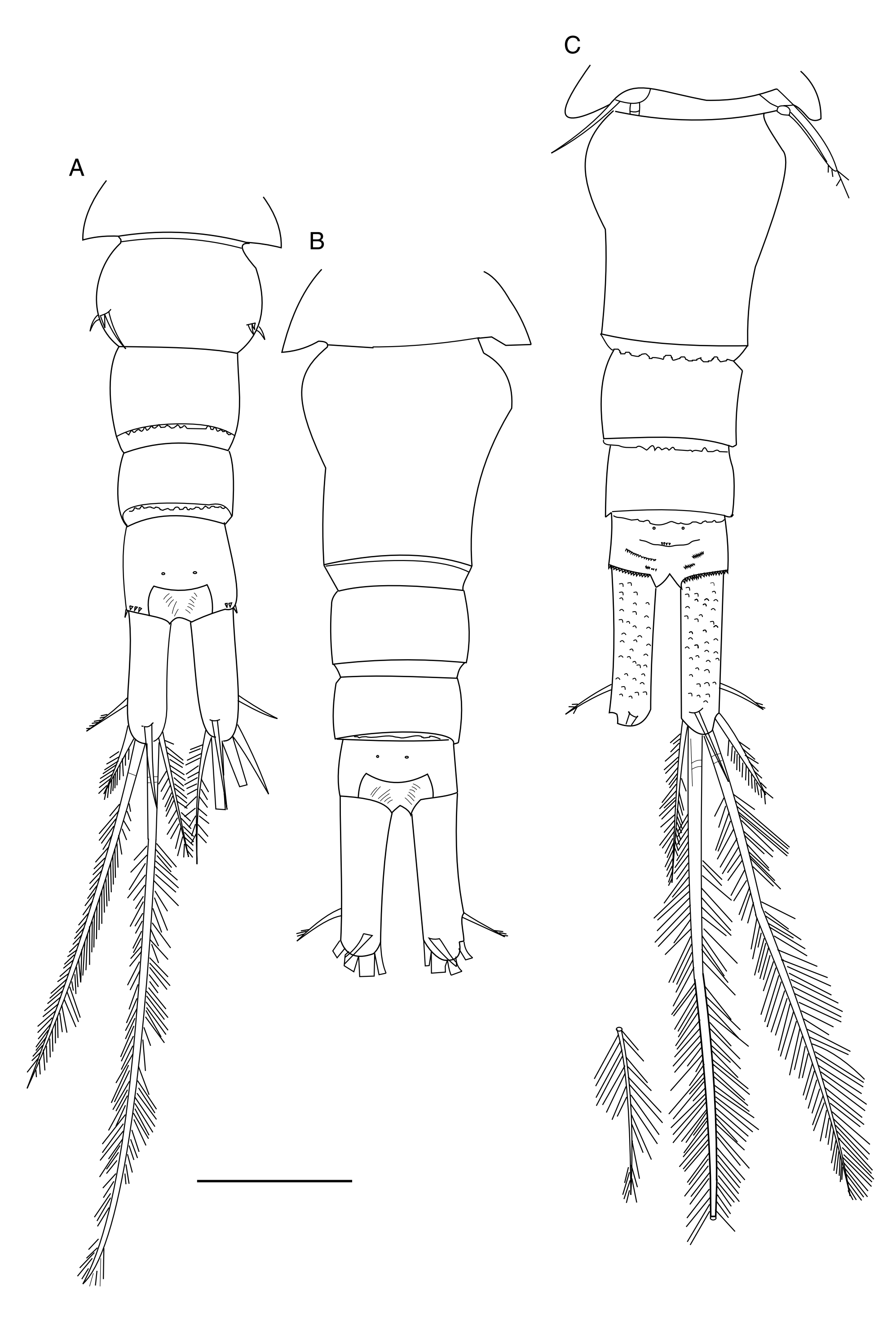


FIG. 20. — Urosomites et furca d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 5 ♀, vue dorsale ; **B**, stade adulte ♀, vue dorsale ; **C**, stade adulte ♀, vue ventrale. Échelle : 100 µm.

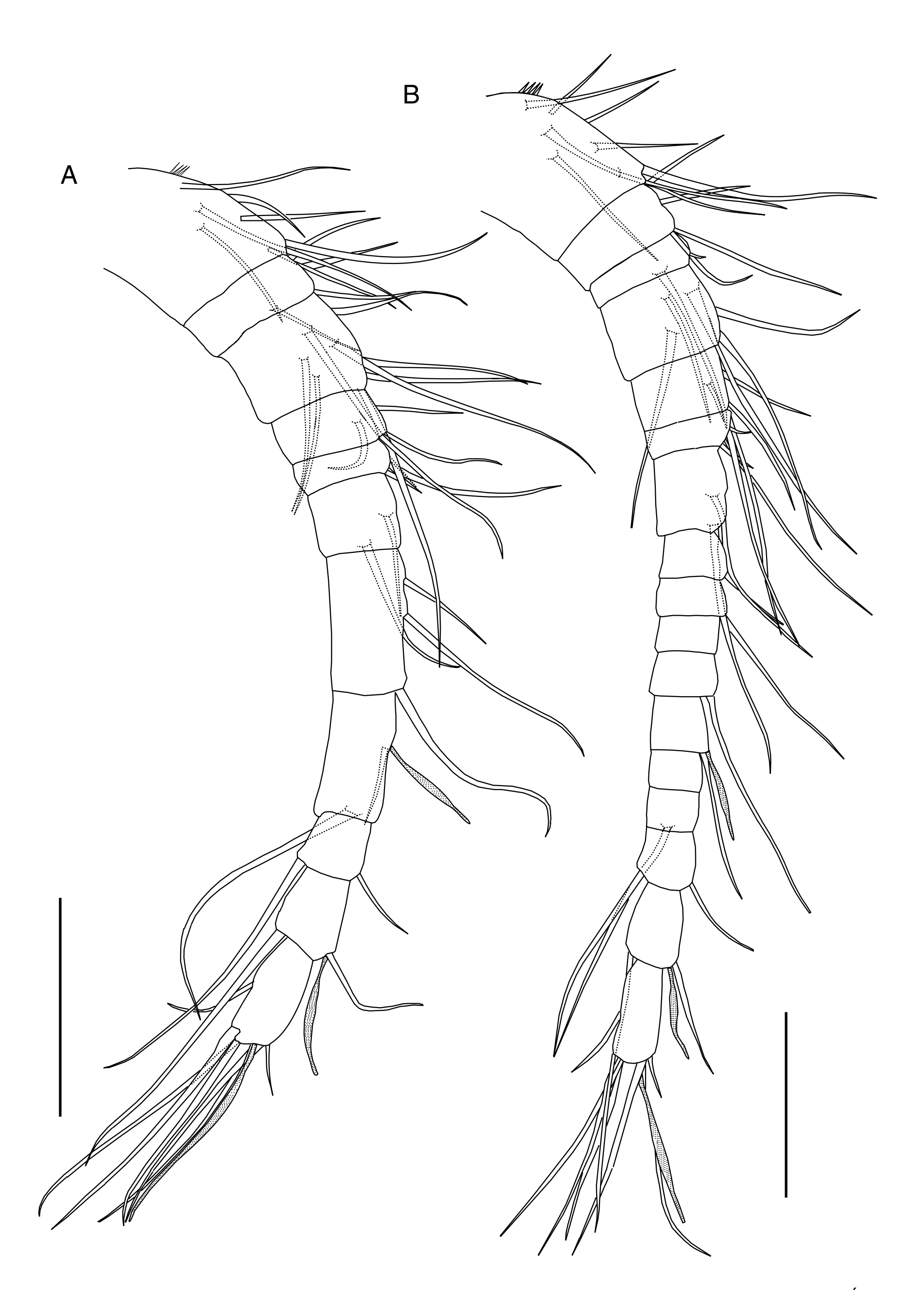


Fig. 21. — Antennules (**A1**) d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, copépodite 5 ♀ ; **B**, stade adulte ♀. Échelles : 50 µm.

nouveaux somites (cinq à neuf somites chez la femelle, à 10 somites chez le mâle) et l'addition à chaque mue d'une paire de pattes thoraciques et surtout la segmentation progressive des antennules. Le dimorphisme sexuel est nettement visible au stade C5 par les caractères suivants : la taille plus grande des C5 femelles (plus grande même que les adultes mâles), l'ornementation des basipodites des antennes, l'apparition du réceptacle séminal de forme ovale dans le deuxième



FIG. 22. — Antennes (**A2**) d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, face caudale A2 du copépodite 5 ♂ ; **B**, face caudale A2 du stade adulte ♂ ; **C**, face frontale du basipodite A2 du stade adulte ♂ ; **D**, face caudale A2 du copépodite 5 ♀ ; **E**, face frontale du basipodite A2 du stade adulte ♀ ; **F**, face caudale A2 du stade adulte ♀. Échelles : 50 µm.

urosomite de C5 femelle (Fig. 25). Les rapports de taille C1/C5 mâle et C1/C5 femelle sont respectivement de 0,51 et 0,43.

La morphologie définitive de l'antenne est atteinte au stade C5 par la présence de deux rangées d'épines insérées sur la face caudale du basipodite.

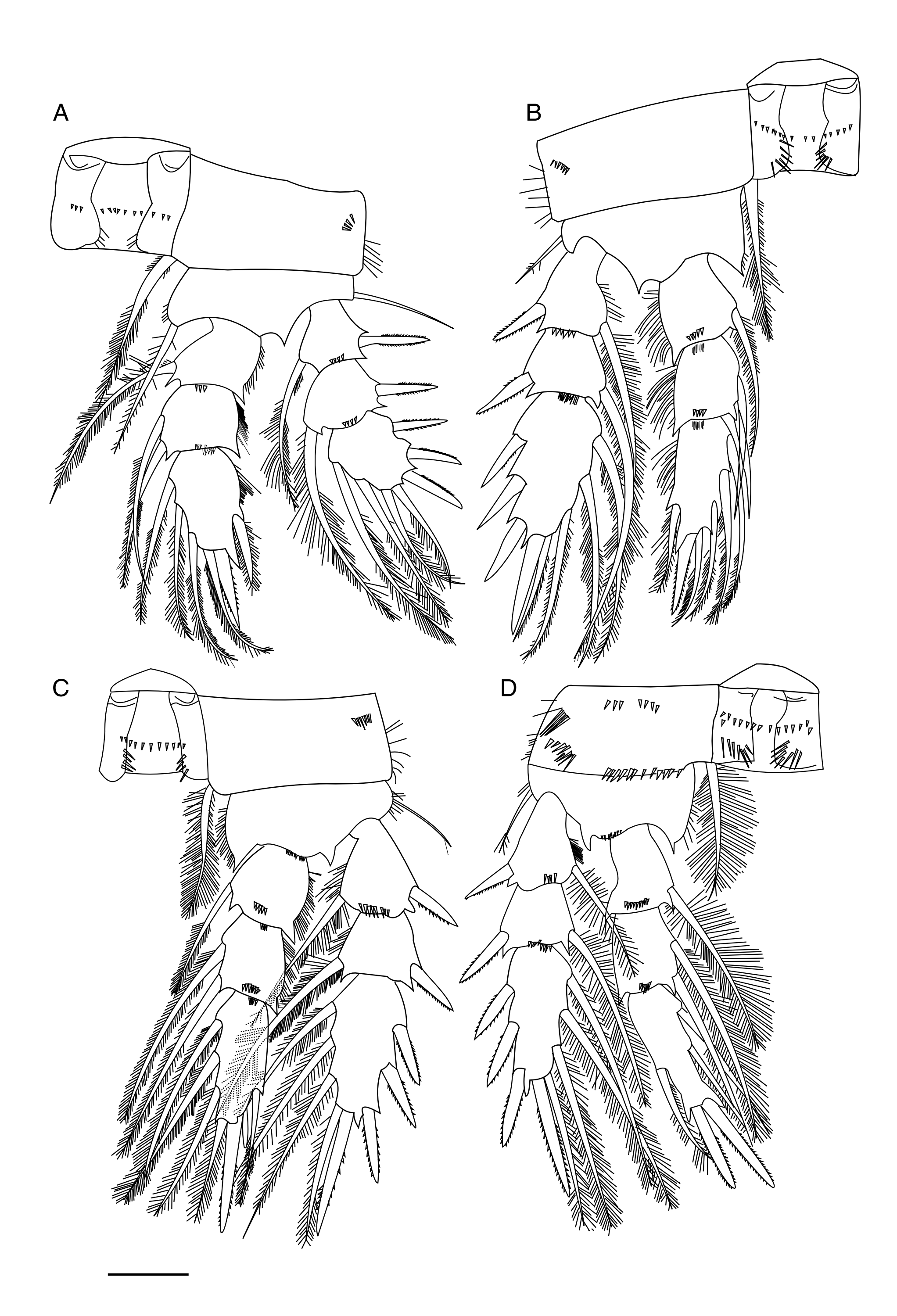


Fig. 23. — Pattes thoraciques du stade adulte ♀ d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863), face caudale ; **A**, première patte thoracique ; **B**, deuxième patte thoracique ; **C**, troisième patte thoracique ; **D**, quatrième patte thoracique. Échelle : 50 µm.

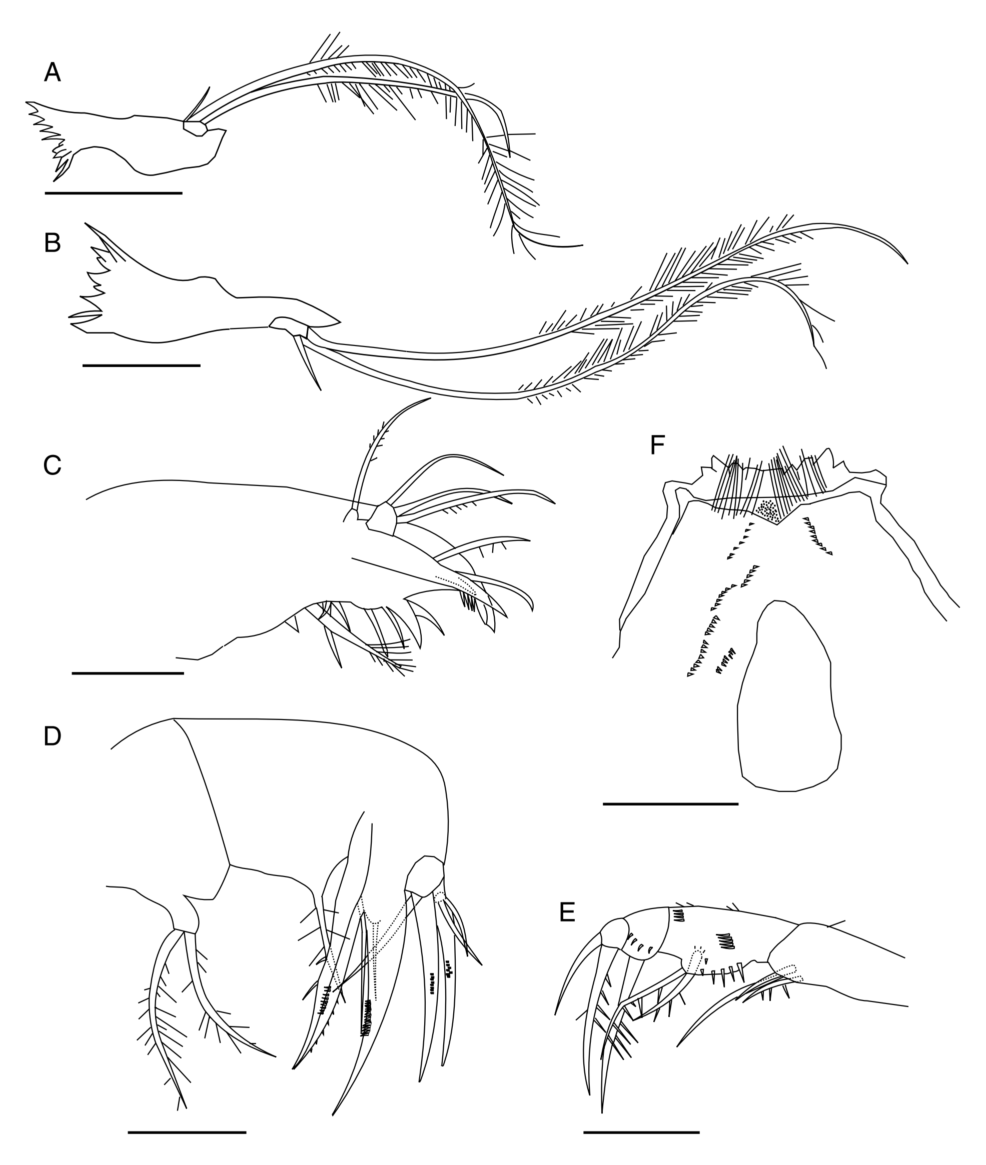


FIG. 24. — *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, mandibule du stade adulte ♂ ; **B**, mandibule du stade adulte ♀ ; **C**, maxillule du stade adulte ♀ ; **D**, maxille du stade adulte ♀ ; **E**, maxillipède du stade adulte ♀ ; **F**, labre du stade adulte ♀. Échelles : 50 µm.

L'acquisition définitive des soies du deuxième segment de l'endopodite (neuf soies) a lieu au stade adulte alors que le nombre total de soies (sept soies) du segment terminal est atteint au stade C4. Les appendices buccaux ne subissent pas de changements de C1 à l'adulte sauf le maxillipède qui se différencie définitivement au stade C3 par l'adjonction de deux soies spiniformes au stade C3 (Fig. 10).

Les pattes (P1 à P4) sont uniarticulées à leur apparition et toujours biarticulées à la mue suivante. Elles atteignent leurs aspects définitifs de pattes triarticulées au stade C5. L'acquisition définitive des soies et des épines ne se fait pas de

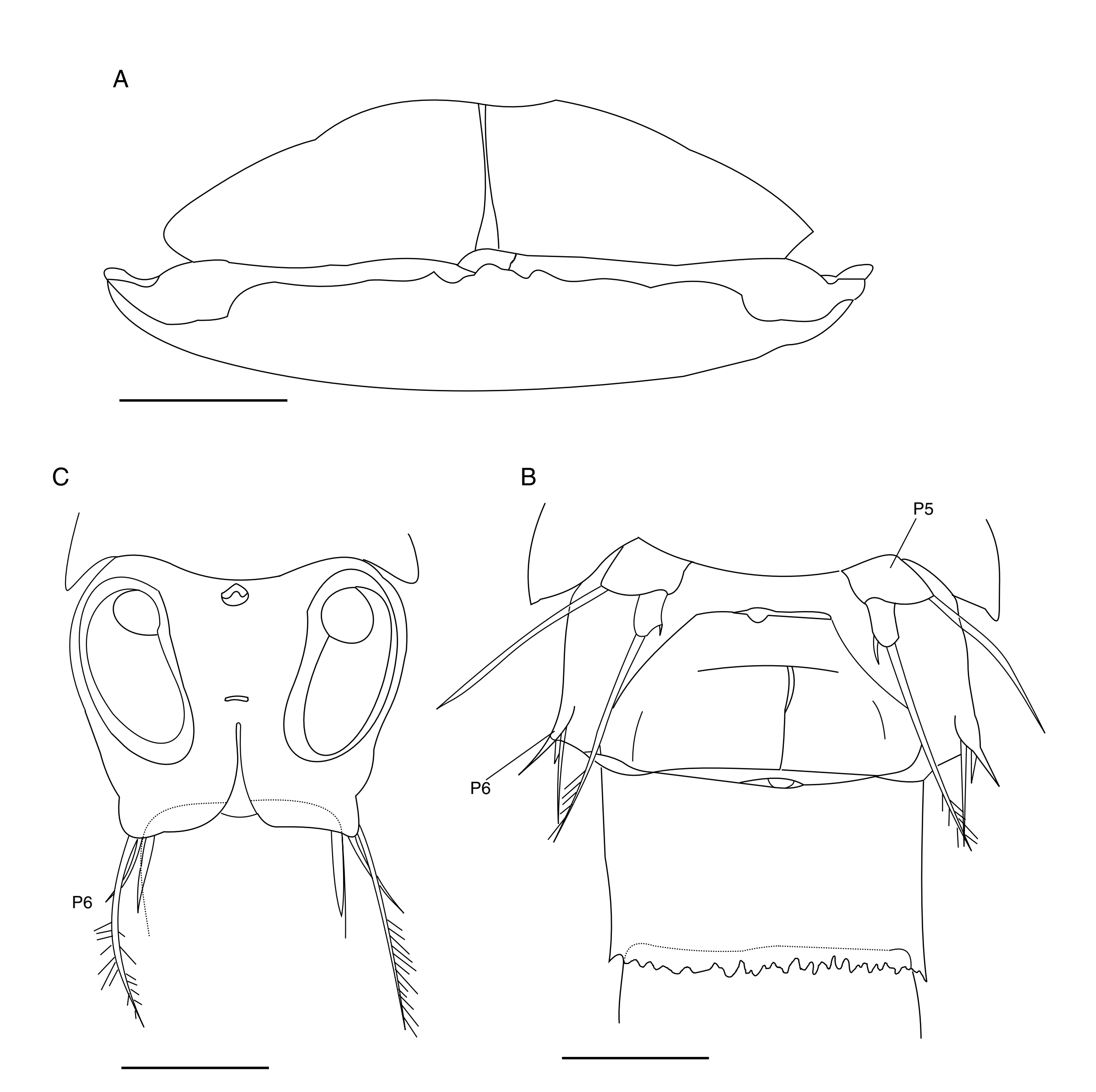


Fig. 25. — *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, réceptacle séminal chez la ♀ ; **B**, urosomites du copépodite 5 ♀ et pattes thoraciques P5 et P6 ; **C**, urosomite génital du stade adulte ♂. Échelles : 50 µm.

manière similaire, elle est plus précoce au niveau de P1 et P3. Les soies des exopodites apparaissent en C4 (P1 à P4) et les épines en C5 pour P1 à P3, et au stade adulte pour P4. Enp P1 porte le nombre total de soies au stade C4, suivi de Enp P3 au stade C5 alors que Enp P2 et Enp P4 n'ont leur ornementation définitive qu'au stade adulte.

P5, unisegmentée en C3, devient bisegmentée à partir de C4. P6 apparaît également au stade C4 avec la structure adulte composée de trois éléments : une épine et deux soies ; mais si cette structure est conservée au stade mâle, elle est modifiée en une soie interne et deux structures très réduites chez la femelle.

TABLEAU 9. — Morphométrie comparative des femelles d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863). Abréviations : **Enp3 P4**, troisième segment de l'endopodite de la patte thoracique 4 ; **l**, largeur ; **L**, longueur ; **Lt**, longueur totale en mm ; **Me**, soie médiane externe ; **Sd**, soie dorsale ; **Se**, soie externe ; **Si**, soie interne ; **spi**, épine interne ; **spe**, épine externe ; **Te**, soie terminale externe ; **Ti**, soie terminale interne.

	Lt	**Enp3 P4 (L/l)**	**Enp3 P4 spi/spe**	**Branches furcales L/l**	**Branches furcales Ti/Te**	**Soies furcales Sd/Te**	**Soies furcales Me/L (%)**	**Maxillipède Si/Se**
Dussart (1969)	1,30-1,40	2,0 : 1,0	167-1,7	4 : 1-5,5 : 1	1,67-1,7	≈ 1	–	–
Einsle (1996)	1,1-1,9	2,5 : 1- 3 : 1	–	4 : 1-6 : 1	> 2	≈ 1	–	–
Petkovski (1975)	1,18-1,83	2,1 : 1-2,36 : 1	1-1,04	4 : 1-6 : 1	1,51-2	–	–	–
Petkovski (1975)	0,96-1,53	2,31 : 1-2,84 : 1	1,06-1,23	3,9-5,3	1,7-2,1	–	–	–
Présente étude	0,88-1,32	2,4 : 1-4,1 : 1	1,03-1,26	3,4-6,3	1,44-2,33	1-1,5	63,6-75	1,08-1,92

LES STADES ADULTES

Le passage de C5 à l'état adulte mâle et femelle est déterminé largement en C5. Les changements majeurs concernant l'antennule chez le mâle, l'individualisation du double somite génital de la femelle par fusion des deuxième et troisième urosomites de C5 et l'apparition des structures sexuelles internes et externes au niveau des somites génitaux. Chez le mâle, les vésicules séminales ne sont visibles qu'à ce stade alors que chez la femelle, l'ébauche du réceptacle séminal est visible en C5.

Dans la retenue du barrage Bir M'cherga, *Acanthocyclops robustus* présente des variations relatives des rapports longueur/largeur de Enp3 P4 et des branches furcales plus importantes que celles citées par Dussart (1969), Petkovski (1975) pour *Acanthocyclops robustus* f. *limnetica* Petkovski, 1975 et Einsle (1996). Les différentes mesures portant sur la furca, les soies furcales, l'Enp3 P4 ainsi que les soies du deuxième segment de l'endopodite du maxillipède ont été établies sur une trentaine d'individus. Le Tableau 9 représente la morphométrie comparative des femelles d'*Acanthocyclops robustus* définie par ces auteurs.

Lescher-Moutoué (1996) a noté une variabilité saisonnière des soies internes et externes de Enp3 P4 et dans les parties terminales des soies médianes internes des branches furcales chez l'espèce *A. robustus* récoltée dans le lac de Créteil (France) par l'apparition de soies sétiformes en saison chaude et spiniformes en saison froide. Dans la retenue du barrage Bir M'cherga, nous avons noté en général la présence des soies de type hétéronomes au niveau de Enp3 P4 ainsi que la soie interne de Exp3. la formule des épines des exopodites au niveau des pattes thoraciques n'a pas subi de variabilité saisonnière, elle est constante au cours de la période d'étude : 3, 4, 4, 4.

D'après les données de la littérature, *A. robustus* pourrait être confondue avec plusieurs espèces du genre, notamment *A. robustus* f. *limnetica*, *A. americanus* Marsh, 1893. En effet, d'après nos descriptions, cette espèce, assimilée à *A. robustus* par rapport à la description de Kiefer (1976), se différencie par les caractères diagnostiques suivants : présence d'une rangée d'épines au bord postérieur de l'urosomite anal et de sétules postérieurement à l'opercule anal, bord postérieur festonné des urosomites, présence de spinules à la base des soies externes de la furca chez la femelle, latérales et externes chez le mâle, réceptacle séminal à bord antérieur concave et présence d'une soie externe à l'Enp3 P4. De plus chez le mâle, la soie externe de P6 est deux fois plus longue que l'épine et la soie médiane. D'après Einsle (1996), la soie médiane est très courte, l'épine et la soie externe sont de même longueur chez *Acanthocyclops robustus*.

LE DÉVELOPPEMENT DES ANTENNULES

Le développement antennulaire de *A. robustus* de Tunisie est conforme aux résultats obtenus par Schutze *et al.* (2000) : C1/6, C2/7, C3/9, C4/10, C5/11 et stade adulte (17 articles).

L'acquisition des segments et la sétation de l'antennule de C1 aux stades adultes mâle et femelle ont été reportées sous forme d'une représentation

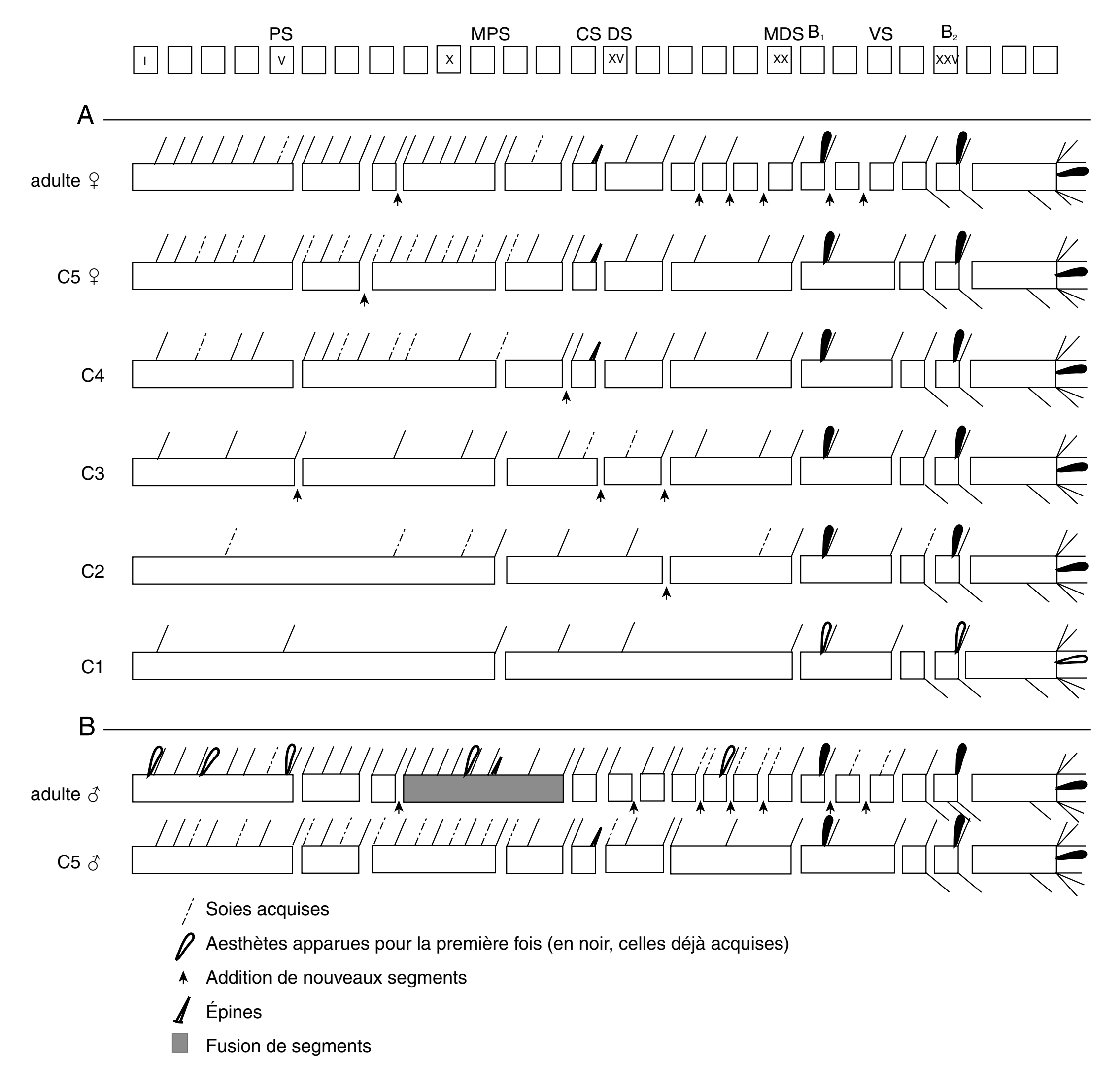


FIG. 26. — Développement de la segmentation et de la sétation de l'antennule d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) ; **A**, du copépodite 1 au stade adulte ♀ ; **B**, du copépodite 5 ♂ au stade adulte ♂. Abréviations (suivant Schutze *et al*. 2000) : $\mathbf{B_1}$, $\mathbf{B_2}$, bithek (soie et aesthète) ; **C1**-**C5**, copépodites 1 à 5 ; **CS**, soie conique ; **DS**, soie distale ; **MDS**, soie médiane distale ; **MPS**, soie médiane proximale ; **PS**, soie proximale ; **VS**, soie ventrale ; **I**-**XXVIII**, indique les 28 segments ancestraux de l'antennule chez les copépodes (d'après Huys & Boxshall 1991).

schématique (Fig. 26) afin d'établir le modèle de développement de l'antennule de cette espèce par homologie aux segments ancestraux I à XXVIII proposés par Huys & Boxshall (1991).

Le schéma de segmentation et de sétation permet de conclure :

– les quatre segments terminaux ne subissent pas de changements jusqu'à C5, excepté l'acquisition d'une soie sur l'antépénultième segment (XXIV) ancestral ;

– l'addition de segments a lieu dans la partie proximale de l'antennule de C1 à C5 ;

– de C1 jusqu'à la femelle, l'homologie des segments antennulaires a été établie en comparant l'arrangement des soies de chaque segment par rapport aux éléments reconnus comme mar-

queurs chez les espèces du genre *Cyclops* d'après Schutze *et al.* (2000). Ainsi, en C1, les articulations sont exprimées au niveau des segments ancestraux XI-XII, XX-XXI, XXIII-XXIV, XXIV-XXV et XXV-XXVI. En C2 est exprimée l'articulation XVI-XVII, en C3 les articulations V-VI et XIV-XV, en C4 l'articulation XIII-XIV et en C5 l'articulation VII-VIII ;

– au stade adulte femelle, l'addition de nouveaux articles se fait dans la partie post-médiane de A1 où sont exprimées les articulations VIII-IX, XVII-XVIII, XVIII-XIX, XIX-XX, XXI-XXII et XXII-XXIII. Au stade adulte mâle, les mêmes articulations sont exprimées au niveau des différents segments avec toutefois une fusion des segments IX-XVIII et une autre articulation exprimée en XV-XVI ;

– l'acquisition définitive des soies se fait au stade adulte. Entre C5 mâle et C5 femelle, la différence réside au niveau du segment 6 par l'acquisition d'une nouvelle soie au stade C5 mâle ;

– les antennules du mâle ont le même nombre de segments que la femelle, mais présentent un « entassement » des segments « 4 à 9 » et une géniculation située entre les segments 14 et 15. Elles en diffèrent par le nombre et la répartition des aesthètes (trois au premier segment, un au segment 4 et un au segment 9), les aesthètes du segment 12 et surtout du 16 sont plus petits. L'acquisition de nouvelles soies se fait comme pour la femelle au premier segment (une soie) ainsi qu'aux segments 8 (une soie), 9 (une), 10 (deux), 11 (une), 13 (une) et 14 (une), les segments 10 et 13 étant dépourvus de soies chez la femelle. Nous avons aussi noté la transformation de la soie juxtaposant l'aesthète du segment 12 en soie spiniforme et la présence d'une épine au segment 4.

Ce modèle de développement de l'antennule d'*A. robustus* correspond au « Pattern I » de Schutze *et al.* (2000) comprenant 63 % des espèces cyclopides étudiées. Toutefois, la sétation du premier segment de C3 n'est pas similaire au modèle *Acanthocyclops* sp. et correspondrait plutôt au modèle de *Cyclops* sp. défini par Schutze *et al.* (2000). Nous avons observé également qu'au niveau du segment 2 de C2 le nombre de soies n'est pas conforme ni au modèle *Acanthocyclops* sp. ni à celui de *Cyclops* sp. définis par Schutze *et al.* (2000). Ceci supposerait une variation dans le genre *Acanthocyclops* qui pourrait être élucidée à partir des études sur l'ontogénie d'autres espèces. Une dernière hypothèse pourrait être qu'il s'agit d'une espèce différente, Shutze *et al.* (2000) ayant étudié *Acanthocyclops* sp. (Hongrie).

CONCLUSION

La description des six stades naupliens et cinq stades copépoditiques ainsi que des stades adultes mâles et femelles d'*Acanthocyclops robustus* de la retenue du barrage Bir M'cherga (Tunisie) ont mis en évidence la complexité de la taxinomie du genre *Acanthocyclops*. La variabilité de certains caractères morphologiques de cette espèce a été démontrée comme la morphologie du réceptacle séminal de la femelle, la présence d'une rangée d'épines au somite anal, l'insertion de spinules au niveau des soies latérales et externes de la furca et la longueur de l'épine de P6 chez le mâle. Les données recueillies au cours de cette étude devraient permettre de faire une analyse dynamique du nombre de générations pendant un cycle annuel de cette population dans la retenue Bir M'cherga.

Le développement de la segmentation et de la sétation de l'antennule correspond au modèle défini par Schutze *et al.* (2000) chez la plupart des espèces cyclopides. Néanmoins, certaines variations de la sétation aux stades C2 et C3 suggèrent que le développement de l'antennule ne corresponde pas au modèle établi sur le genre *Cyclops* ou *Acanthocyclops*. Des recherches sur l'ontogénie de l'antennule sur d'autres espèces du genre *Acanthocyclops* permettraient de résoudre le problème de la nature de la variabilité, qu'elle soit intraspécifique ou interspécifique.

Remerciements

Nous tenons à remercier M. Brahim Turki (Institut national des Sciences et Technologies de la Mer, Salammbô) pour son aide précieuse et multiforme, en particulier pour la réalisation finale des dessins par ordinateur.

RÉFÉRENCES

AMELINA L. 1927. — Die Süsswasser-Cyclopidenlarven. *Arbeiten der biologischen Station Kossino, Moscow* 5: 31-39.

AUVRAY C. & DUSSART B. 1966. — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopides (Crustacés Copépodes). I. Généralités. Cas des *Eucyclops*. *Bulletin de la Société zoologique de France* 91 (3): 477-491.

AUVRAY C. & DUSSART B. 1967. — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopides (Crustacés Copépodes). II. Généralités. Cas des *Cyclops* et influences des facteurs extérieurs. *Bulletin de la Société zoologique de France* 92 (1): 11-22.

CICCHINO G. 1974. — La larva nauplius de copepodos Ciclopoideos dulceanicolas. *Physis* (B) 33: 19-44.

DAHMS H. U. & FERNANDO C. H. 1995. — Naupliar development of *Mesocyclops edax* Forbes, 1891 (Copepoda: Cyclopoida). *Journal of Crustacean Biology* 15 (2): 329-340.

DUKINA V. V. 1956. — Specific differences in the larvae of Cyclopidae. *Zoologicheskii Zhurnal* 35: 680-690.

DUMONT H. J., LAUREYS P. & PENSAERT J. 1979. — Anostraca, Conchostraca, Cladocera and Copepoda from Tunisia. *Hydrobiologia* 66 (3): 259-274.

DUSSART B. H. 1969. — *Les copépodes d'Europe Occidentale*. Tome II: *Cyclopoïdes et biologie*. N. Boubée & Cie, Paris, 292 p.

DUSSART B. H. & DEFAYE D. 1985. — *Répertoire mondial des Copépodes Cyclopoïdes*. Centre national de la recherche scientifique, Paris, 236 p.

DUSSART B. H. & DEFAYE D. 2001. — Introduction to Copepoda, *in* DUMONT H. J. F. (ed.), *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the continental Waters of the World*. Volume 16. Backhuys Publishers, Leiden, 344 p.

EINSLE U. 1996. — Genera *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*, *in* DUMONT H. J. F. (ed.), *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the continental Waters of the World*. Volume 10. SPB Academic Publishing, Amsterdam, 82 p.

KARAYTUG S. & BOXSHALL G. A. 1996. — The life cycle of *Paracyclops fimbriatus* (Fisher, 1853) (Copepoda, Cyclopoida). *Bulletin of the Natural History Museum, London (Zoology)* 62 (1): 41-70.

KIEFER F. 1973. — Vergleichende Studien an Nauplien verschiedener Cyclopiden. *Memorie dell'Istituto Italiano de Idrobiologia* 30: 45-60.

KIEFER F. 1976. — Revision der *robustus-vernalis* gruppe der Gattung *Acanthocyclops* Kiefer (Crustacea Copepoda). *Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland* 35: 95-110.

HUYS R. & BOXSHALL G. A. 1991. — *Copepod Evolution*. The Ray Society, London, 468 p.

LESCHER-MOUTOUÉ F. 1974. — Sur le nombre des stades naupliens chez *Eucyclops serrulatus*. *Annales de Limnologie* 10 (3): 263-274.

LESCHER-MOUTOUÉ F. 1996. — Seasonal variation in size and morphology of *Acanthocyclops robustus* (Copepoda Cyclopida). *Journal of Plankton Research* 18 (6): 907-922.

MANFREDI P. 1923. — Développement larvaire de quelques espèces de Cyclopoides. *Annales de Biologie lacustre* 12 (3-4): 273-303.

PETKOVSKI T. 1975. — Revision der *Acanthocyclops*-former der *vernalis*-gruppe aus jugoslawian. *Acta Musei Macedonici Scientiarum Naturalium* XIV, 5 (123): 94-142.

SCHUTZE M. L. M., ROCHA C. E. F. DA & BOXSHALL G. A. 2000. — Antennulary development during the copepodid phase in the family Cyclopidae (Copepoda, Cyclopida). *Zoosystema* 22 (4): 749-806.

TURKI S. & EL ABED A. 1999. — Nouvelles informations sur les Copépodes Calanoïdes et Cyclopoïdes des eaux continentales Tunisiennes. *Crustaceana* 72 (2): 157-169.

Soumis le 12 juin 2001 ;
accepté le 29 mai 2002.